

REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 54

Avec 1 planche

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1947

TABLE DES MATIÈRES
du Tome 54

Fascicule 1. Janvier 1947.

Fascicule 2. Mai 1947

Fascicule 3. Août 1947.

Fascicule 4. Décembre 1947.

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

Tome 54, nº 1 — Janvier 1947.

Einige Mitteilungen über Spinnentiere

von

E. SCHENKEL

Basel.

Mit 4 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS

A. FUNDORTE VON FÜR DIE SCHWEIZ SELTENEN ODER NEUEN (*) ARTEN.

Drassodes lapidosus cupreus (Blackwall).

Lajoux, Freiberge, VI: 1 ♂, 1 ♀.

Zelotes lutetianus (L. Koch).

Ufer des Alpnachersees bei Stansstad, VII: 1 ♀.

Gnaphosa nigerrima (L. Koch).
(♂ = *G. krogerusi* Schenkel.)

Ufer des Alpnachersees bei Stansstad, IV: 2 ♂, 2 Juv., VII: 2 ♀, X: 4 Juv. In Mitteleuropa im Uferdetritus von Teichen und Seen, in Skandinavien und Finnland in Sphagnum.

Theonoe minutissima (O. P. Cambridge).

Einigen am Thunersee, VII: 1 ♀.

Notioscopus sarcinatus (O. P. Cambridge).

Drachenried bei Stans, IV: 7 ♀, X: 5 ♂, 6 ♀.

* *Troxochrus* ? *nasutus* Schenkel.

Vitznau, IV: 1 ♂.

* *Donacochara speciosa* (Thorell).

Ufer des Alpnachersees bei Stansstad, IV: 1 ♀.

Dicymbium tibiale (Blackwall).

Lajoux, Freiberge, VIII-X: 1 ♂, 8 ♀.

Gonatium corallipes (O. P. Cambridge).

Lajoux, Freiberge, X: 1 ♂.

* *Coryphaeolana holmgreni* (Thorell).

Lajoux, Freiberge, IX: 2 ♂.

Verbreitung: Nordsibirien, Novaja Zemlya, Spitzbergen, Jan Mayen, Bären Insel, Grönland, Island, Faröer, N. Schottland.

Latithorax faustus (O. P. Cambridge).

Lajoux, Freiberge, IX: 1 ♀.

Asthenargus helveticus Schenkel.

Lajoux, IX: 1 ♂.

Hilaira excisa (O. P. Cambridge).

Lajoux, X: 3 ♂.

Oreonetides firmus (O. P. Cambridge).

Stans, X: 1 ♀.

Philodromus fuscomarginatus (de Geer).

Lajoux, X: 1 ♀.

Clubiona grisea Thorell.

Ufer des Alpnachersees bei Stansstad, IV: 1 ♀, X: 1 ♂, 2 ♀.

Clubiona subsultans Thorell.

Lajoux, IX: 7 ♀.

Trochosa spinipalpis (O. P. Cambridge).

Ufer des Alpnachersees bei Stansstad VII: 2 ♀; Lajoux, VIII: 1 ♀.

B. EINE SELTENE ART AUS TIROL
(Von der bisher nur das ♀ bekannt war).

Leptyphantes kotulai Kulczynski.

Auch der Bau des männlichen Palps zeigt die nahe Verwandtschaft mit *Lept. frigidus* Simon; zum Unterschied von diesem weichen die beiden langen, stumpfen Endäste oder Zähne des

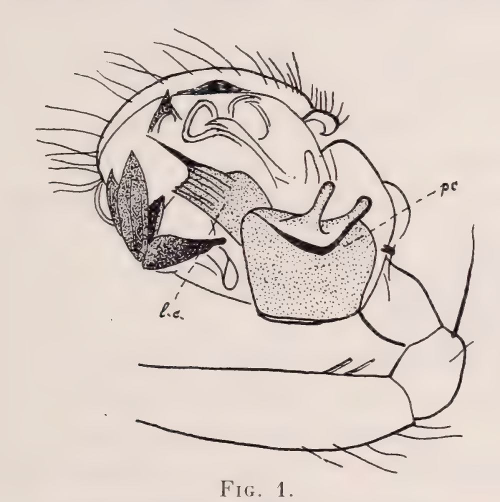


Fig. 1.
Leptyphantes kotulai Kulczynski ♂.
L. Palp von aussen. pc = Paracymbium, lc = Lamella characteristica

Paracymbiums nicht auseinander, sondern verlaufen annähernd parallel; am Ende der Lamella characteristica ist die obere Ecke in eine lange, schlanke Spitze ausgezogen, die länger ist als bei *L. frigidus*; die untere Ecke ist nur ein kaum vorragendes Zähnchen.
Fund: Oetztal, Tirol, ges. von Dr. H. Janetschek: 2 ♂♂, 1♀.

C. SPINNENTIERE AUS MOOREN DES ERZGEBIRGES,
gesammelt von Dr. K. Büttner, in Zwickau, 1936.

Dictyna pusilla (Thorell).
Weilers Glashütte, VII: 1 ♂.

Haplodrassus signifer (C. L. Koch).
Wilzschmoor, 1 Juv., Gr. Kranichsee, 1 Juv.

Zelotes latreillei (Simon).

Wilzschmoor, VI: 1 ♀.

Theridion varians Hahn.

Gr. Kranichsee: 1 Juv.

Theridion tinctum (Walck.).

Moor nördlich Sauersack, X: 1 Juv.

Robertus arundineti (Cambr.).

Moor n. Sauersack, VI: 3 ♀, Brummeisenmoor, XI: 1 ♀, 1 J.

Robertus scoticus Jackson.

Gr. Kranichsee, VII: 1 ♀.

Minyriolus pusillus (Wider).

Gr. Kranichsee, XI: 1 ♀.

Plaesiocraerus latifrons (O. P. Cambridge).

Gr. Kranichsee, VII: 1 ♀, X: 1 ♂, 3 ♀.

Wideria antica (Wider).

Gr. Kranichsee, XI: 1 ♂.

Entelecara erythropus (Westring).

Gr. Kranichsee, VII: 1 ♂, Weilers Glashütte, VI: 1 ♀.

Gonatium rubens (Blackw.).

Brummeisenmoor, XI: 1 ♂, Gr. Kranichsee, VI: 2 Juv.

Gonatium rubellum (Blackw.).

Gr. Kranichsee, X: 1 ♂, 4 ♀.

Gonatium büttneri n. sp.

♀: Körper 3 mm lang, Cephalothorax 1 mm lang und ebenso breit; Stirn 0,5 mm breit.

Der Cephalothorax ist kaum breiter als lang, birnförmig; die seitlichen Einbuchtungen sind seicht; das Vorderende ist halb so breit als der Thorax, gerade abgeschnitten; die Seitenecken sind nur wenig abgerundet. Im Vorderansicht ist die vordere Augenreihe ziemlich procurv; der Unterrand der Mittelaugen liegt noch etwas höher als das Centrum der seitlichen; letztere sind nicht ganz doppelt so breit als die mittleren; das mittlere Intervall ist etwas grösser als der Radius, ein seitliches kaum grösser als der Durchmesser der Mittelaugen; in Oberansicht ist die hintere Augen-

reihe gerade; mit Ausnahme der vordern Mittelaugen sind alle Augen subegal; der hintere mittlere Zwischenraum ist etwas grösser, ein seitlicher ungefähr gleich dem Radius der hintern Mittelaugen; in Oberansicht ist das Mittelaugenviereck so lang als hinten breit, vorn nur wenig schmäler (7: 8). Der Clypeus ist etwa doppelt so hoch als das Augenfeld, unter letzterm hohlkehlig, in der untern Hälfte vorragend, glatt und glänzend.

Die Mandibeln sind am Grunde convex, etwas knieförmig. Der Oberrand der Klauenfurche trägt 5 Zähne; der zweitoberste ist der grösste, der apikale der kleinste; der oberste Zwischenraum ist etwas weiter als die übrigen. Die 5 Unterrandzähne stehen dicht beisammen, sind relativ ziemlich lang aber sehr schlank, wie Zähne eines kleinen Kammes. Die Haare an der Unterseite der Tibien des I. Beinpaares sind etwas länger als die der Oberseite, doch ist der Unterschied nicht auffällig; die Hauptklauen an Tars I tragen 7 dicht gedrängte Kammzähne; die 3 basalen sind sehr klein, der 4. ist etwa = $^1/_3$, der 5. = $\frac{1}{2}$ des distalen Zahnes und dieser etwa $^2/_3$ des Endhakens der Klaue; der 6. Zahn ist wenig kürzer als der 7. Der Stachel der Tibia IV ist kürzer als der Glieddurchmesser und kaum stärker als eine Borste. Das Hörhaar an Metatars IV steht etwa auf $^4/_5$ der Länge. Das mehr oder weniger dunkel gefärbte Epigynenfeld ist etwa doppelt so breit als lang und gleicht annähernd einem vorn breitern Bogentrapez; eine ausgedehnte aber seichte mittlere Depression ist hinten offen, bleibt aber vorn hinter dem Feldrand zurück; sie ist vorn und vornseitlich scharf begrenzt, etwas breiter als lang, leicht herzförmig, bezw. fast rechteckig mit stark abgerundeten Vorderecken; die Oberfläche der eingesenkten Platte ist uneben; die genauere Struktur ist wegen der dunkeln Färbung schwer zu erkennen; auf der Zeichnung ist dieselbe etwas schematisch angegeben. Ein helleres Exemplar gleicht sehr den roten Gonatiumarten (rubellum und rubens); bei den beiden dunkleren ist der Cephalothorax zwar

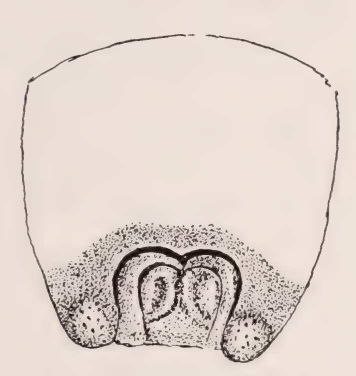


Fig. 2.
Gonatium büttneri n. sp.
Epigyne des ♀.

orangerot, aber nicht so hell wie bei den genannten Arten; der Seitenrand ist nicht verdunkelt; das Augenfeld ist schwarz. die Mandibeln sind orangegelb; das Sternum hebt sich durch seine dunkel kirschrote Färbung auffällig von den Beinhüften ab; letztere sind wie die Beine und Mundteile orangegelb; die Femora der Beine sind etwas rötlicher. Der Hinterleib ist oben dunkel schiefergrau, fettig glänzend; unten ist das Epigastrium heller als der schiefergraue Bauch; die Mittelpartie des dunkeln Geschlechtsfeldes ist fast schwarz.

Grosses Kranichseemoor, V: 1 ♀, X: 2 ♀.

Blaniargus herbigrada (Blackw.).

Gr. Kranichsee, XI: 1 ♀.

Lophomma punctatum (Blackw.).

Gr. Kranichsee, X: 1 ♂.

Erigone atra (Blackw.).

Gr. Kranichsee, V: 1 ♀, Brummeisenmoor, VII: 1 ♂.

Gongylidiellum latebricola (O. P. Cambridge).

Brummeisenmoor, XI: 1 ♀.

Coryphaeolana holmgreni (Thorell).

Gr. Kranichsee, X: 1 ♂.

Drepanotylus uncatus (Thorell).

Gr. Kranichsee, X: 1 ♂, 2 ♀.

Agyneta cauta (O. P. Cambridge).

Weilers Glashütte, VI: 1 ♂.

Centromerus pabulator (O. P. Cambridge).

Gr. Kranichsee, XI: 1 ♀.

Centromerus arcanus (O. P. Cambridge).

Gr. Kranichsee, XI: 1 ♂, 2 ♀.

Bolyphantes alticeps (Sundevall).

Gr. Kranichsee, X: 1 ♀.

Leptyphantes alacris (Blackw.).

Gr. Kranichsee, X: 2 ♀.

Stemonyphantes lineatus (L.).

Brummeisenmoor, VII: 1 ♂ juv.

Pityohyphantes phrygianus (C. L. Koch).

Gr. Kranichsee, VII: 1 ♀, X: 1 Juv., Brummeisenmoor, VII: 1 ♀, Weilers Glashütte, VI: 2 ♀.

Linyphia pusilla Sundevall.

Moor n. Sauersack, VI: 5 ♀, X: 2 Juv., Gr. Kranichsee, X: 3 Juv.

Tetragnatha extensa (L.).

Gr. Kranichsee, VII: 1 ♀.

Meta mengei (Blackw.).

Gr. Kranichsee, X: 2 ♀, Moor n. Sauersack, X: 1 ♀.

Araneus diadematus Cl.

Gr. Kranichsee, VII: 1 ♀, VIII: 1 ♂.

Araneus marmoreus Cl.

Gr. Kranichsee, VIII: 1 ♂, 3 ♀.

Araneus displicatus (Hentz) ?

Moor n. Sauersack, X: 1 Juv.

Araneus omoedus (Thorell).

Gr. Kranichsee, X: 1 Pull., Moor n. Sauersack, X: 1 Pull.

Singa sanguinea C. L. Koch.

Gr. Kranichsee, VI: 1 Juv.

Cercidia prominens (Westring).

Moor n. Sauersack, X: 1 ♀.

Cyclosa conica (Pallas).

Gr. Kranichsee, VI: 1 ♂.

Clubiona subsultans Thorell.

Gr. Kranichsee, X: 1 ♂, 1 ♀.

Clubiona kulczynskii de Lessert.

Weilers Glashütte, VI: 1 ♀.

Clubiona trivialis C. L. Koch.

Gr. Kranichsee, V: 1 ♂, 4 ♀, 3 Juv.

Clubiona diversa O. P. Cambridge.

Weilers Glashütte, VI: 1 ♀.

Coelotes terrestris (Wider).

Gr. Kranichsee, V: 2 ♀, 1 Juv.

Cryphoeca sylvicola (C. L. Koch).

Gr. Kranichsee, X: 1 ♂.

Antistea elegans (Blackw.).

Gr. Kranichsee, VII: 1 ♀.

Hahnia pusilla C. L. Koch.

Brummeisenmoor, XI: 1 ♂, 1 ♀.

Pardosa amentata (Cl.).

Wilzschmoor, V: 1 ♀, Weilers Glashütte, VII: 1 ♀.

Pardosa riparia (C. L. Koch).

Gr. Kranichsee, VI: 2 ♀, VIII: 2 ♀, Moor n. Sauersack, VI: 1 ♂, 1 ♀, Carlsfeld, VI: 1 ♂, Brummeisenmoor, VII: 1 ♀, VIII: 3 Juv.

Pirata piraticus (Cl.).

Gr. Kranichsee, VII: 1 ♀, Brummeisenmoor, VII: 1 ♀.

Trochosa spinipalpis (F. Cambridge).

Gr. Kranichsee, VIII: 1 ♀.

Tarentula aculeata (Cl.).

Gr. Kranichsee, V: 2 Juv., VII: 1 ♀, Weilers Glashütte, VII: 1 ♀, Brummeisenmoor, VIII: 1 ♀, Moor n. Sauersack, VI: 1 ♂, Carlsfeld, VI: 2 ♀.

Heliophanus dampfi Schenkel.

Gr. Kranichsee, VI: 2 ♂, 1 ♀, Brummeisenmoor, VI: 1 ♂, 1 ♀, Moor n. Sauersack, VI: 1 ♂, 1 ♀, Weilers Glashütte, VI: 1 ♀, VII: 1 ♂, 1 ♀.

Neon reticulatus (Blackw.).

Brummeisenmoor, XI: 1 Juv.

Evarcha falcata (Cl.).

Gr. Kranichsee, VII: 1 ♂, Weilers Glashütte, VI: 1 Juv.

Nemastoma lugubre unicolor Roewer.

Carlsfeld, VI: 1 ♂, 2 ♀.

Mitopus morio (Fabr.).

Gr. Kranichsee, X: 1 ♂, Brummeisenmoor, VII: 3 Juv., Weilers Glashütte, VII: 2 Juv.

Lacinius ephippiatus (C. L. Koch).

Gr. Kranichsee, X: 1 Juv.

Platybunus pinetorum (C. L. Koch).

Weilers Glashütte, VI: 1 ♂, 1 ♀.

Platybunus bucephalus (C. L. Koch).

Gr. Kranichsee, V: 1 Juv., VII: 1 ♂, X: 5 Juv., XI: 1 Juv., VIII: 1 Pull., Wilzschmoor, VI: 1 ♀, Carlsfeld, VI: 1 ♂.

Neobisium sylvaticum (C. L. Koch).

Gr. Kranichsee, X: 1 St., XI: 2 St., Brummeisenmoor, XI: 2 St.

Neobisium muscorum (Leach).

Gr. Kranichsee, X: 23 St., XI: 3 St., Carlsfeld, VI: 1 St., Brummeisenmoor, XI: 1 Juv.

D. SPINNENTIERE AUS ALBANIEN,

gesammelt von Dr. med. H. Stadler, Lohr a. Main.

Robertus frivaldszkyi (Chyzer u. Kulcz.).

Tirana, 1 ♂, 2 ♀.

Harpactocrates egregius Kulczynski.

♀: Cephalothorax 6 mm lang, 4,5 mm breit; Kopf 3 mm breit. Der Cephalothorax ist matt, äusserst fein und dicht, nur bei stärkerer Vergrösserung deutlich erkennbar retikuliert; auf dem Vorderkopf sind ein schmales mittleres Längsfeldchen und 2 kürzere längliche Feldchen fein querrunzlig, von gröber gerunzelten, mehr oder weniger anastomosierenden Streifen eingefasst. Die Mittelritze ist deutlich, aber sehr flach und unbestimmt begrenzt; die Kopffurchen sind ziemlich tief, die übrigen Strahlenfurchen sind unscharf. Die hintere Augenreihe ist schwach procurv; die hintere Tangente der Seitenaugen schneidet die mittleren hinter deren Mitte; die hintern Mittelaugen sind rundlich; die Pupillen sind kreisrund, die Hügel aber nach vorn etwas ausgezogen, darum länglich; das mittlere Intervall ist sehr klein, höchstens = $^1/_6$ Augendurchmesser; die hintern Seitenaugen sind länglich, etwas länger aber schmäler als die mittleren; die seitlichen Intervalle sind etwa gleich dem queren, also kleineren Durchmesser der Seitenaugen; die Vorderaugen sind rundlich, grösser als die hintern; ihr Intervall ist etwa gleich 1½ Durchmesser; der Abstand vom Clypeusrand ist gleich dem Durchmesser; die Entfernung der Vorderaugen von den hintern Mittelaugen ist kleiner als der Durchmesser der Vorder-

augen, der Abstand der letzteren von den hinten Seitenaugen ist gleich dem hintern mittleren Intervall. Die Mandibeln sind 2,5 mm lang, oben knieförmig vorgewölbt, im Enddrittel innen schräg gestutzt, quer gefältelt, wenig dicht mit kleinen, scharfen, börstchentragenden Körnern bestreut; am Hinterrand der Klauenfurche stehen 3 plumpe, dreieckige Zähne, deren oberster, an der Ecke der concaven Abstutzung gelegener etwas grösser ist. Das Sternum ist auf der Scheibe abgeflacht, gegen den Rand gewölbt, jederseits mit 4 flachen Eindrücken versehen, die den Hüftzwischenräumen gegenüberliegen; es ist dicht wurmförmig gefurcht, gegen den Rand mit kleinen, börstchentragenden Körnchen bestreut, viel rauher als der Cephalothorax. Am Femur I stehen vorn auf $^3/_4$ der Länge l. 2 + 4, r. 2 + 3 Stacheln, sonst ist Bein I wehrlos; Femur II am gleichen Ort r. mit 1 + 2, l. mit 1 + 1 + 2 St.; Femur III vorn submedian mit 1, oben r. mit 1–1–1, l. mit 1–1–1–2 St.; Tibia III vorn l. 2–2, r. 1–2, unten l. 2 apikale, r. 1–2; unten 1 subbasal; Metatars III vorn r. 1–1–1, l. 1–1–1–1, unten l. 2–2–2–2, r. 1–2–2–2, hinten 1–1–1; Femur IV oben in der basalen Hälfte r. 13, l. 9; Tibia IV an den Seiten je 2–2, unten r. 1–2, l. 1–1–2; an der vordern obern Kante des Metatars IV stehen r. 5, l. 4, an der hintern r. 3, l. 5 St., unten stehen r. 3 Paare, l. 1–2–2–2. Fund: Gjallian, 1 ♀.

Pardosa albata L. Koch.

Tirana: 1 ♀.

Nemastoma gigas longipes n, var.

♂: Körper 5,5 mm lang; Palp 15,4 mm (6 + 5,6 + 2,5 + 1,3); Bein I 18 mm, Femur 5 mm; II 28 mm, F. 8; III 18 mm, F. 5; IV 23 mm, F. 6,5.

Die Oberseite des Körpers ist dicht und fein gekörnelt, viel feiner als bei *N. gigas gigas* Roewer; die Körnchen sind am gröbsten auf den Lamellen vor dem Stirnrand. Die beiden Dörnchen der 2. Area sind lang und schlank, etwa 1 mm hoch, dünner als die von *N. gigas gigas*; die der 3. Area sind zu kleinen Tuberkeln reduziert (rechts fast verschwunden). Die Unterseite des Körpers ist matt, weil äusserst fein gekörnelt. Die Ränder der Hüften sind grob crenulierte Leisten. Die Cheliceren sind glatt; am Basalglied findet sich dorsal-apikal ein kleiner, behaarter Vorsprung. Die

Palpen sind auffallend lang und dünn; die Endglieder sind etwas gebogen; das vorletzte ist nach oben, das letzte nach unten concav. Die Beine sind bekörnelt; die Femora I und III sind etwas keulenförmig; Femur I hat 3, II 8, III 4, IV 7 mittlere Pseudogelenke.

Die Oberseite des Körpers ist schwarz mit goldgelber Zeichnung; diese besteht aus einem submarginalen Kranz auf dem Thorax mit verbreiterten, einen runden, schwarzen Fleck einschliessenden Hinterenden und, besonders aussen, zackigen Rändern, einem Paar etwas unregelmässiger, kleinerer Flecken dahinter, 2 queren, etwas schiefen Strichen jederseits auf der 4. Area nahe deren Aussenrand und einer Doppelreihe heller Pünktchen von der 4. Area bis zum Hinterende; die Pünktchen, wenigstens die der vordern Paare, haben unter sich annähernd denselben Zwis» chenraum wie die Rückentuberkel. Die Mandibeln sind braunschwarz, die Palpen dunkelbraun, die Beine braunschwarz mit schmalen, orangegelben Ringen an der Basis der Femora.



Fig. 3.
Nemastoma gigas longipes n. var.

Ein 2. ♂ hat am I. Femur 2, am II. 8 (r. 7), am III. 2 (r. 4), am IV. 6 mittlere Pseudogelenke; beim 3. ♂: I. Femur 1, II. 7, III. 2, IV. 6; bei diesem Exemplar sind die Dornen der 2. Rückenarea noch länger, auf der 3. Area findet sich ein Paar deutlicher, schlanker Dörnchen, deren Länge etwa $^1/_3$ bis ½ der Hauptdornen beträgt.

♀: Körperlänge 6 mm, Palp 5,4 mm (2 + 1,5 + 1,1 + 0,8); Bein I 12 mm, Femur 3,1 mm, 1 mittleres Pseudogelenk; B. II

23,5, F. 5,1, 8 m. P.; B. III 13,5, F. 3,5, 3 m. P.; B. IV 19 mm, F. 5, 6 m. P.

Statt des Dörnchenpaares finden sich auf der 2. Area nur kleine, flache Erhabenheiten. Die Körperfärbung entspricht derjenigen der ♂♂; die Palpen sind heller, die basalen Hälften ihrer Femora und Patellen sind weisslich. Die Varietät ist von *N. gigas gigas* durch die feinere Körnelung des Körpers, die schlankeren Rückendornen, die viel längern und dünnern Palpen, die längeren Beine, sowie durch die Zeichnung verschieden.

Fund: Tirana, 3 ♂♂, 1 ♀.

Metadasylobus albanicus n. sp.

♂: Körper 6,5 mm lang; Palp 6,8 mm (2 + 1,1 + 1,4 + 2,3); Bein I 22 mm, Femur 4,5; B. II ?, F. 8; B. III 26 mm, F. 5; B. IV 35 mm, F. 7.

Augenhügel 0,65 mm lang, 0,75 breit, um 0,75 mm vom Stirnrand entfernt. Zwischen Stirnrand und Augenhügel findet sich eine mittlere Gruppe von etwa 20 kleinen Dörnchen in 2 unregelmässig 2—3 reihigen Gruppen, die durch ein glattes Mittelfeld getrennt sind, doch ist links das hinterste Dörnchen nach innen verschoben. Der Augenhügel ist ziemlich gross, wenig breiter als lang, fast so hoch wie lang, vom Stirnrand um seine Breitenausdehnung entfernt; er trägt 2 Reihen von je 7—8 mittellangen, spitzen Dörnchen; diese Reihen divergieren hinten stärker als vorn. Am Seitenrand des Thorax finden sich vor den Stinkdrüsen etwa 6, hinter ihnen etwa 4 kleine Dörnchen; die intermediären Partien des Thorax sind spärlich, aber etwas gröber bedornt (links 8, rechts 5); je eines dieser Dörnchen steht unmittelbar neben dem Augenhügel im Niveau des Vorderrandes der Augen. Die beiden Thoracaltergite tragen je eine Querreihe unscheinbarer Dörnchen; der Hinterleib ist fast glatt, mit nur vereinzelten, kleinen Dörnchen an den Seiten. Auf der Suprachelicerallamelle finden sich 2 ziemlich grosse, weisse, schwarzspitzige Zäpfchen. Die Cheliceren sind von gewöhnlicher Form; das Basalglied trägt oben etwa 13 Dörnchen in 2 Längs- und einer apikalen Querreihe; das Scherenglied ist glatt, kurz und fein-behaart; nur oben an der Wölbung sind einige Härchen etwas kräftiger. Am Femur des Palps finden sich oben und aussen Längsreihen kleiner Dörnchen, die kräftigsten an der untern äussern Kante; ein äusserer apikaler

Dorn ist der grösste und steht etwas isoliert; die innere und untere Seite des Gliedes ist nur kurz und fein behaart. Die Patella trägt innen-apikal eine kurze Apophyse, ein kleines behaartes Tuberkel; das Glied hat oben eine Längsreihe rudimentärer Spiculae und ist sonst unten und innen nur spärlich behörstelt; die Tibia und der Tars sind nur behaart. Die Hüften des 1. Beinpaares sind unten wenig dicht mit mit flachen, kleinen Körnchen bestreut, die steife schwarze Börstchen tragen; an Coxa II sind diese schon spärlicher, an C. III und IV fast verschwunden. Die Trochanter der Beine sind besonders in der Apikalhälfte vorn und hinten bedornt, am reichlichsten und gröbsten Tr. I, am schwächsten Tr. IV. Die Femora sind mit 5 Längsreihen grösserer, weisser, schwarzspitziger Dörnchen besetzt; Femur I ist keulenförmig, vor dem Ende etwa doppelt so dick als an der Basis; etwas schwächer keulenförmig ist F. III, am wenigsten F. II. Die Patellen sind fast so dick als die Femora, die Tibien wenig dünner; die Patellen haben rundlichen Querschnitt, tragen 5 Reihen kleiner Spiculae und am oberen Endrand einige gröbere Dörnchen; die Tibien sind kaum kantig, am ausgesprochensten noch Tibia IV; an Stelle der Kanten finden sich Längsstreifen feiner, dicht stehender Härchen. Die Körperunterseite (ausser den Hüften) ist glatt, zerstreut bebörstelt.

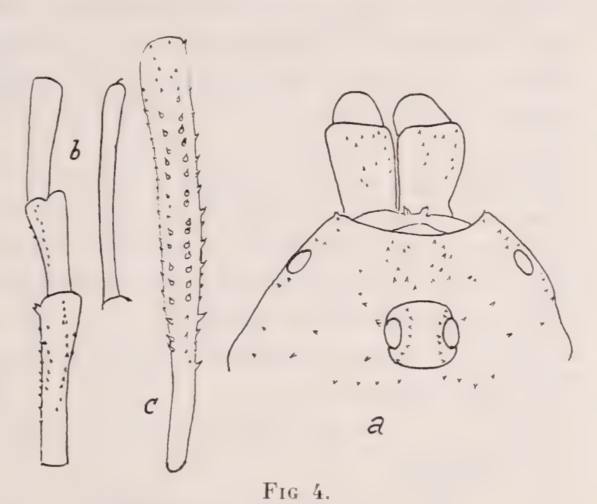


Fig 4.
Metadasylobus albanicus n. sp. ♂.
a) Kopf v. oben, *b*) L. Palp v. oben, *c*) Femur I.

Der Cephalothorax ist hell graubraun, braun gefleckt; 2—3 grössere, längliche Flecken stehen submarginal; 2 Reihen von je 3—4 kleinern, gefolgt von eben so vielen grösseren flankieren den Augenhügel, weichen nach hinten auseinander und ziehen sich schliesslich gegen die Hinterecken des Thorax in nach vorn-aussen

concaven Bögen. Der Augenhügel ist hell wie die Grundfarbe des Thorax, nur die Spitzen der Dörnchen sind schwarz. Der Hinterrand des Thorax ist dunkler braun mit schmaler, heller Unterbrechung hinter dem Augenhügel. Der Rückensattel ist ziemlich schmal, unscharf wellig begrenzt, aber nirgends eigentlich eingeschnürt; auf den beiden Thoracaltergiten wird er durch dunkelbraune, mehr oder weniger verschmolzene, in der Mitte unterbrochene Punktreihen hervorgehoben; auf dem Hinterleib ist er zusammenhängend dunkelbraun, mit wenigen, unregelmässigen, helleren Fleckchen; die Seiten des Hinterleibs sind graubraun und gelb marmoriert. Die Mandibeln und Extremitäten sind hell graubraun; an den Femora der Beine finden sich braune Längslinien zwischen den Dörnchenreihen; sie lösen sich apikalwärts in Punktreihen auf, die vor dem Ende mehrreihig werden; die Patellen sind oben, besonders in der Endhälfte, braun punktiert; an den Tibien findet sich blassere braune Punktierung nur unten und seitlich im Enddrittel. Die Hüften und der Genitaloperkel sind weisslich; der Bauch ist grau und gelb marmoriert.

Tirana: 1 ♂.

Opilio parietinus (De Geer).

Tirana: 1 ♀.

Euscorpius carpathicus (L.).

Gjallian: 2 ♂, 1 ♀.

E. MATERIAL AUS KLEINASIEN,

gesammelt von Dr. L. Forcart, 1936.

Dysdera crocata C. L. Koch: Strasse Samsum-Havza, b. km. 25, 800 m ü. M., 22.IV.: 2 ♀; von typischen Exemplaren durch das glatte Sternum verschieden.

Lithyphantes paykullianus (Walck.): Ebenda bei km. 14, 360 m, 24.IV: 1 ♀.

Euscorpius carpathicus (L.): Ebenda bei km. 25: 1 ♀.

Euscorpius italicus (Herbst): Str. Samsun-Çarsamba, 10 m. ü. M., 19.VI: 3 ♀, 1 Juv.; Str. Samsun-Bafra, 30 m. ü. M., 27.IV: 1 ♀.

Buthus gibbosus anatolicus n. var.

Körper total 80 mm lang; Cephalothorax 8 mm; Cauda 50 mm; Maxillarpalp: Femur 7,5 mm lang, 2 mm dick; Tibia 8,9 mm lang,

3 mm dick; Hinterhand zwischen Grund- und Fingergelenk 6 mm lang, 3,5 mm dick; beweglicher Finger 9,2 mm lang, mit 12 Körnchenschrägreihen. Unterseite von Tars IV mit 2 Reihen kurzer Spiculae (z. T. abgebrochen), jede Reihe mit 8—10. Kammzähne: rechts 31, links 30. Segmente der Cauda: I 7,1 mm lang, 5,2 mm breit, 4,4 mm hoch; II 8 / 4,8 / 4,8; IV 8,3 / 4,9 / 4,7; Länge eines untern Mediankieles 6,4 mm, der rechte mit 22, der linke mit 21 Körnchen; Segment V 10,5 mm lang, grösste Breite 4,2 mm, Breite am Ende 3,8 mm; äussere untere Kiele mit je 19 Körnern; 3 Endloben. Der Truncus ist hellbraun; die 5 Längsbinden sind undeutlich; Cauda und Extremitäten sind etwas heller, gelbbraun.

Die Superciliarwülste sind perlschnurkörnig; die mittleren Medialkiele des Thorax sind mit den hintern zu 2 nach vorn etwas convergierenden, geraden, aber leicht welligen Längslinien verbunden; die mittleren Lateralkiele sind deutlich; ihr Hinterende geht bogenförmig in eine viel spärlicher gekörnelte Schräglinie über, die zur Verbindungsstelle der mittleren und hintern Medialkiele führt. Die Abdominalkiele sind perlschnurkörnig. Alle Flächen der Truncusoberseite sind dicht, und besonders auf den hintern, inegal rauhkörmig (grosse Körner weniger zahlreich als die kleinern). Letzte Bauchplatte glatt, nur gegen die Ränder der Aussenfelder etwas gekörnelt; die Kiele sind undeutlich, besonders die mittleren; nur die Randkiele sind deutlich gekörnelt. Die Kiele der Cauda sind gekörnelt; die Körnchen der Dorsalkiele nehmen nach hinten nur wenig an Grösse zu, und die der Ventralkiele vom I.-IV. Segment sind subegal; an den untern Lateralkielen des V. Segments sind 2—3 Körnchen der Apikalhälfte zu breit dreieckigen Zähnen vergrössert, die etwa doppelt so hoch und so breit sind, als die 2—3 mit ihnen abwechselnden Körnchen. Die 3 Endloben sind mässig gross, subegal. Die Segmente I—IV sind deutlich zehnkielig. Die obern Flächen der Cauda sind grob, aber mässig dicht gekörnelt, auf den Segmenten III und IV nur in 2 kielartigen Längsreihen; die untern Flächen sind glatt, mit Ausnahme derjenigen von Segment V, die inegal, zum Teil sehr grob gekörnelt sind. Die Blase ist oben glatt, unten mit wenigen, groben, flachen, in Längsreihen gordneten Körnchen versehen. Die Flächen der Palpentibia sind grösstenteeils glatt, nur basalwärts mit einigen weit getrennten Körnern besetzt; die Kiele dagegen sind gekörnelt.

Vorliegende Form steht derart zwischen *B. gibbosus* Brullé und *B. eupeus* (C. L. Koch), dass man sie eben so wohl als Varietät der letzteren Art auffassen könnte.

Fund: Strasse Sivas-Amasya, 1200 m, 16.V: 1 ♂.

Metaplatybunus olympicus (Kulcz.) ?: Strase Samsun-Çarsamba, 10 m ü. M., 19.IV, 1 ♀.

F. MATERIAL AUS DER INSEL MILOS,

gesammelt von Herrn K. Graber, 23.V.1938.

Buthus gibbosus Brullé.

Das Exemplar stimmt mit Kraepelins Beschreibungen (1899, p. 14 und 23) nicht völlig überein.

Körperlänge 82,3 mm; Thorax 7,3 mm; ganzer Truncus 29 mm; Cauda 46 mm. Maxillarpalp: Femur 7,3 mm lang, 2,1 mm dick; Tibia 8,6 mm lang, 2,6 mm dick; Hinterhand 5,3 mm lang, 2,8 mm dick; beweglicher Finger 8,5 mm lang. Cauda: 1. Glied 6,5 mm lang, 4,5 mm breit, 4 mm hoch; 2. Glied 7,5 / 4,3 / 4,3 mm; 4. Glied 8,8 / 4 / 3,5 mm; 5. Glied 9,5 l., auch am Ende 3,5 br., 3.2 h. Schrägreihen des beweglichen Fingers links 13, rechts 12. Kammzähne rechts 30, links 29.

Die letzte Bauchplatte des Truncus ist glatt. Die Körnelung der Caudalflächen zwischen dem Kielen ist nur spärlich, namentlich an den hintern Segmenten; die Blase ist nur unten deutlicher gekörnelt, oben zwischen den Körnchenreihen fast glatt. Die Länge eines untern Medialkiels des 4. Caudalsegmentes ist = 6,8 mm; jeder ist mit 28 subegalen Körnchen besetzt; an einem äussern-untern Kiel des 5. Segmentes finden sich etwa 21 Körnchen, wovon die 5—6 letzten, ein zwischengelagertes ausgenommen, mässig vergrössert sind; 3 Endloben von mittlerer Grösse. Die Tibia des Maxillarpalpen ist zwischen den Kielen wohl matt, aber nicht gekörnelt; die Körnelung der Kiele ist undeutlich. Die Unterseite des Klauengliedes des 4. Beinpaares trägt 2 Reihen Dörnchen, die mit einigen Börstchen vermischt sind; erstere sind länger als die der oben beschriebenen anatolischen Form.

Die Farbe des Tieres ist hell gelbbraun; die 5 Längsstreifen des Truncus sind wenig auffällig.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 17
Tome 54, nº 2. — Janvier 1947.

UNIVERSITÉ DE GENÈVE. STATION DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE.

Anatomie du thorax de *Drosophila melanogaster*

par

Marko ZALOKAR

Avec 15 figures dans le texte.

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION

La mouche du vinaigre *(Drosophila melanogaster)* est un objet classique pour les recherches génétiques. On connaît à fond son patrimoine héréditaire. Les caractères de la mouche sont modifiés par diverses mutations qui ont été l'objet de nombreuses études. Ainsi, les caractères des yeux, des ailes, des poils et de la couleur du corps sont bien connus. Mais la recherche génétique des structures internes, plus difficile, est restée jusqu'à ces derniers temps négligée (voir Hadorn et Graber, 1944). C'est la raison pourquoi l'étude de l'anatomie interne n'est pas encore assez approfondie sur tous les points.

Strasburger (1935), dans son petit livre sur la Drosophile, résume les connaissances actuelles de l'anatomie de la mouche, les illustre de dessins originaux, mais le travail n'est pas assez détaillé et ne représente qu'une orientation générale. Par contre, plusieurs monographies s'occupent de différents organes, tels que les trachées (Rühle 1932), le tractus digestif (Strasburger 1932), le système génital (Geigy 1931 *a*, Aboim 1945), le système nerveux (Hertweck 1931). On est bien renseigné sur les disques imaginaux et leur développement (Chen 1929, Auerbach 1936) mais leur signification prospective n'est pas définitivement établie et prête encore à discussion (Stern 1940).

La morphologie externe du corps, celle de la tête et du thorax, n'ont jamais fait le sujet d'études spéciales s'appuyant sur la morphologie comparée des Insectes. Sturtevant (1921) donne des dessins assez schématiques qui se retrouvent dans tous les travaux ultérieurs.

De même, l'anatomie interne du thorax, son endosquelette et ses muscles ne sont pas suffisamment connus. Cuénot et Mercier (1923) se sont occupés seulement des grands muscles indirects du vol.

Behrendt (1938) a étudié lui aussi exclusivement les grands muscles indirects, surtout les longitudinaux, et négligé les petits muscles moteurs directs de l'aile et des pattes.

On est par contre bien renseigné sur l'anatomie d'autres Diptères qui ont fait l'objet d'études morphologiques d'auteurs plus anciens. Telles sont les monographies relatives à *Volucella* (Kunckel d'Herculais 1887), à *Calliphora* (Lowne 1890, 1895), à *Musca domestica* (Hewitt 1910) et d'autres portant sur les Diptères en général (Hendel, Lendner). Mais le défaut de tous ces travaux est le manque de terminologie commune, basée sur l'anatomie comparée des Insectes. Les pièces du squelette thoracique et les muscles portent notamment des noms très différents.

Dans les traités d'entomologie comparée de Weber (1933) et de Snodgrass (1935) nous trouvons une terminologie définie mais propre à chaque auteur. Les Diptères ne peuvent pas tenir une grande place dans ces travaux d'ordre général. J'adopterai pour la description du squelette les termes de Snodgrass et pour les muscles ceux de Voss (1905) repris par Weber.

Plusieurs travaux plus modernes donnent des renseignements précieux sur l'anatomie du thorax des Diptères. Maki (1938) étudie les muscles de tous les Insectes, entre autres des Diptères suivants: *Tenacroscelis* (Tipulidae), *Pecticus* (Stratiomyidae), *Lathyropstalmus* (Syrphidae), *Calobata* (Micropezidae) et *Orthellia* (Muscidae). Il met en évidence chaque muscle et en décrit le parcours scrupuleusement. Cependant ses dessins trop petits manquent de clarté. Mihalyi (1936) décrit en détail les muscles directs du vol et les pièces de l'articulation de l'aile chez *Musca domestica*. Snodgrass (1909) a étudié le squelette externe du thorax chez tous les Insectes, notamment celui de *Tipula* et de *Tabanus*, et en a donné des dessins précis.

En faisant les ablations des disques imaginaux, je me suis aperçu que le thorax de la Drosophile n'est pas assez connu. Aussi me suis-je donné comme tâche de décrire et dessiner le squelette chitineux et les muscles du thorax.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

C'est la race ebony de *Drosophila melagogaster* qui se prête le mieux à l'étude des sclérites du thorax, ceux-ci étant pigmentés et par là bien visibles. Pour les muscles, j'ai choisi la souche sauvage qui permet l'observation par transparence. Je place la Mouche

dans l'alcool pour examiner l'exosquelette au microscope avec un éclairage venant d'en haut. La préparation de l'endosquelette se fait par macération dans la potasse de la mouche coupée sagittalement; on monte alors la préparation dans la glycérine et on observe par transparence. Les muscles sont étudiés sur des mouches fixées dans l'alcool, coupées en deux avec une lame de rasoir comme précédemment, et colorées dans une solution chaude d'acide picrique. Leur dissection se fait sous le binoculaire à fort grossissement à l'aide de pinces d'horloger et d'aiguilles fines. J'enlève des couches successives de muscles pour mettre en évidence les muscles directs du vol.

J'ai fait tous les dessins à la chambre claire en essayant de les schématiser le moins possible.

3. EXOSQUELETTE [1]

Les diptérologues désignent les parties de l'exosquelette par certains termes qui ne correspondent pas à ceux établis par la morphologie comparée. Etant donné que les auteurs traitant des Drosophiles utilisent couramment ces termes, je les conserverai mais non sans préciser les vraies relations morphologiques. Le thorax des insectes est composé de trois segments auxquels vient s'ajouter la partie cervicale comprenant les sclérites de la membrane du cou.

Cou.

Chez la Drosophile on ne trouve qu'une paire de sclérites cervicaux de forme triangulaire (Ce).

Prothorax.

Le prothorax est très réduit, surtout dans sa partie dorsale.

a) **Le tergum** comprend un sclérite ovale, de chaque côté du préscutum II, appelé humérus (H). Il porte deux ou trois grands poils huméraux. En avant du préscutum II

[1] Voir figures 1 et 2 sauf indication spéciale. Les abréviations entre parenthèses se rapportent aux signes dans les figures.

(Psct) se trouve un sclérite comprenant une partie médiane et deux latérales, désigné comme notum I (N I) par Berlese. Dans mon travail de 1943 je l'ai appelé « col ». Si on étudie ce sclérite chez différents Diptères, on trouve qu'il correspond chez *Tipula*, dont le tergum du premier segment est le mieux développé, à la partie désignée par Snodgrass (1909) comme scutum. L'humérus serait alors homologue au scutellum. Mais c'est le muscle dorsoventral (dv 1 5) qui s'insère sur l'humérus tandis qu'un phragme est formé par le notum. Donc l'humérus représente le scutum et le notum I le préscutum, car le scutum est toujours le point d'insertion pour les muscles dorsoventraux, et le phragme dérive du préscutum.

b) **Le sternum** (St I) forme une plaque unique entre les premières ouvertures coxales. Sa partie caudale est plus épaisse et porte la furca à son intérieur: elle est donc le furcisternum (Fst).

c) **Les pleures.** La propleure (Prpl) correspond à l'épisternum des morphologistes et se situe entre la base de la première patte, l'humérus et le notum. Au-dessus de l'articulation coxale se trouve une pièce ovale qui marque l'insertion interne du bras pleural.

L'épimerum I (Epm I) n'est pas mentionné dans la nomenclature courante. Il est difficile de le délimiter; compris dans la sternopleure (Stpl) il en constitue la partie antérodorsale située au-dessus de la première ouverture coxale.

Le stigmate I (S I) est situé au-dessus de la limite entre l'épisternum (Prpl) et épimerum (Epm I), en avant de la mésopleure (Mspl).

Mésothorax.

a) **Le tergum** comprend quatre parties: préscutum, scutum, scutellum, postnotum. Le préscutum (Psct) est situé entre le notum I et la suture (sut), il porte deux poils métapleuraux et un poil présutural. Le scutum (Sct) s'étend entre la suture et le scutellum (Scl), il porte au-dessus de l'aile une ligne de flexion (flex), servant, d'après Mihalyi (1936) à la flexion du notum pendant la contraction des muscles longitudinaux dorsaux (ld 1). Le scutum porte au-dessus

de chaque aile deux poils supra-alaires en avant de la ligne de flexion, deux postalaires après cette ligne et deux dorsocentraux vers la ligne médiane du dos. Le scutellum (Scl) forme la partie saillante au bout du scutum, portant deux poils scutellaires de chaque côté.

Le postnotum (Pn) est séparé du scutellum par une membrane qui se prolonge latéralement jusqu'à la base de l'aile. Elle est la membrane « intersegmentale » qui a induit en erreur maints diptérologues et descripteurs de la Drosophile qui ont assimilé le postnotum au troisième segment thoracique et l'ont appelé métanotum (Sturtevant, Chen, Auerbach, Schultz, Strasburger). Crampton (1909) et Snodgrass (1909) reconnaissent qu'il appartient au deuxième segment thoracique; le premier l'appelle postscutellum, nom donné déjà par Audouin (1824), et Snodgrass l'appelle pseudonotum. Le sclérite comprend une partie médiane située entre la membrane du scutellum et l'abdomen, et deux parties latérales, que j'appellerai postpleure supérieure et inférieure (Pspl s, Pspl i). Cette postpleure (Pspl) est limitée par la membrane postalaire ou, terme plus précis, par le cordon axillaire (cax) (Axillary cord de Snodgrass, frenulum squamulare de Hendel, dans Kükenthal), lequel donne dans les Calyptrata le deuxième cuilleron (squamula thoracalis de Hendel). La limite de la postpleure passe ventralement à la hauteur du stigma II (S II) et au-devant du sclérite du balancier (B).

La postpleure a été interprétée très différemment suivant les auteurs: Sturtevant l'assimile au métanotum, Lindner l'appelle métapleura, Crampton pleurophragmite supérieur et inférieur et Mihalyi nomme latéropostnotum sa partie supérieure et épimeron dorsal sa partie inférieure. Elle fait indiscutablement partie du tergum, parce qu'elle est liée latéralement au postphragme et qu'elle porte les muscles dorsaux longitudinaux latéraux (ld 2).

b) **Le sternum** a un développement essentiellement interne. Sa partie médiane ou furcisternum (Fst) porte la base de la furca et se prolonge entre les deux ouvertures coxales dans un processus nommé spina (Fig. 3, sp II). Latéralement, ce sternum est soudé aux plaques épisternales qui constituent la sternopleure (Stpl). Derrière les ouvertures coxales il forme

le pont postcoxal (ppcx II) qui se confond avec le sternum III.

c) **Les pleures.** Les sclérites pleuraux sont des formations de la membrane latérale séparant le tergum du sternum. C'était primitivement une plaque unique avec une suture pleurale partant de l'articulation coxale pour aboutir à l'articulation de l'aile. La partie antérieure à cette suture s'appelle épisternum, la postérieure épimerum.

La suture pleurale (spl) est chez la Drosophile une ligne très sinueuse, elle est la limite morphologique entre les sclérites pleuraux, mais n'est pas considérée comme telle dans la terminologie courante. La mésopleure (Mspl) correspond à la partie supérieure de l'épisternum, dont la partie inférieure est la sternopleure (Stpl). La ptéropleure (Ptpl) est traversée en son milieu par la suture pleurale qui aboutit à la limite postérieure de la sternopleure. Une partie de la ptéropleure correspond donc à l'épisternum, lequel est secondairement divisé par une membrane en une partie antérieure et une postérieure. Le reste de cette ptéropleure, compris entre la suture pleurale et la postpleure, est morphologiquement l'épimerum supérieur.

L'hypopleure (Hypl) résulte de la soudure du méron, faisant morphologiquement partie de la coxa, avec l'épimeron inférieur. L'hypopleure des diptérologues a un caractère composite méso-métathoracique car ils y associent l'épisternum III. Ce caractère composite est mis en évidence par Zalokar (1943). Dans le travail présent je désigne par hypopleure seulement la partie mésothoracique de la plaque.

Les plaques épipleurales forment l'aisselle de l'aile. Les basalaires (*a*, *b*) se trouvent au-dessous de l'épisternum, la première marquant l'angle postéro-supérieur de la mésopleure et le deuxième l'angle antéro-supérieur de la ptéropleure. Le subalaire (*c*) se trouve au-dessus de l'épimeron, il a la forme d'une demi-lune.

Métathorax.

a) **Le tergum** est très réduit. Chez les Orthoraphes et les Nématocères sa partie dorsale médiane, le notum III est encore bien distinct (Snodgrass 1909), mais chez les Cyclo-

Fig. 1.

Exosquelette du thorax de Drosophile, vu du côté gauche. Les sclérites en blanc, les membranes en pointillé, l'emplacement de l'aile et des pattes en noir, les emplacements des poils marqués par des petits cercles.

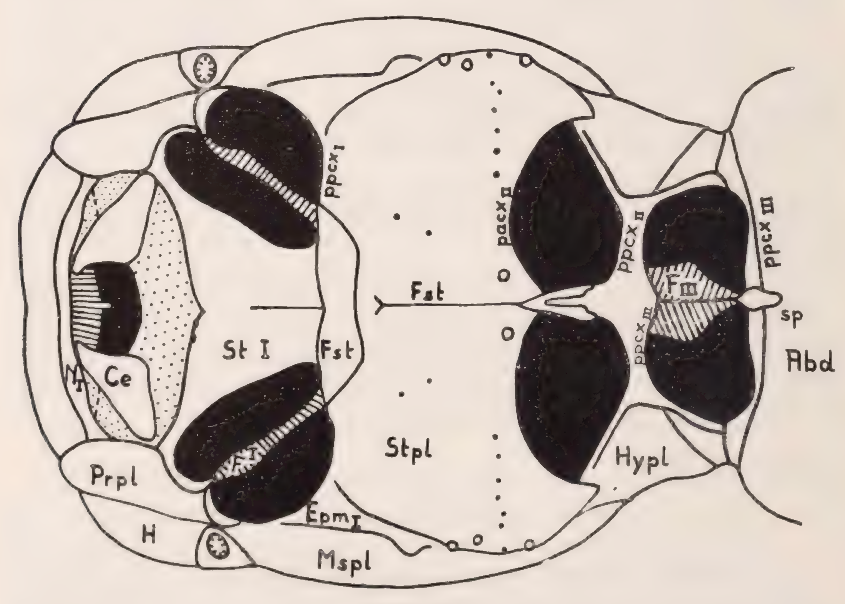


Fig. 2.

Exosquelette du thorax, vu du côté ventral. Les pièces de l'endosquelette visibles par les ouvertures sont dessinées en hachuré. En noir à gauche l'ouverture cervicale, vers la droite les ouvertures de la Ire, IIe et IIIe paire des pattes.

Fig. 3.
Endosquelette du thorax, côté droit vu de l'intérieur.

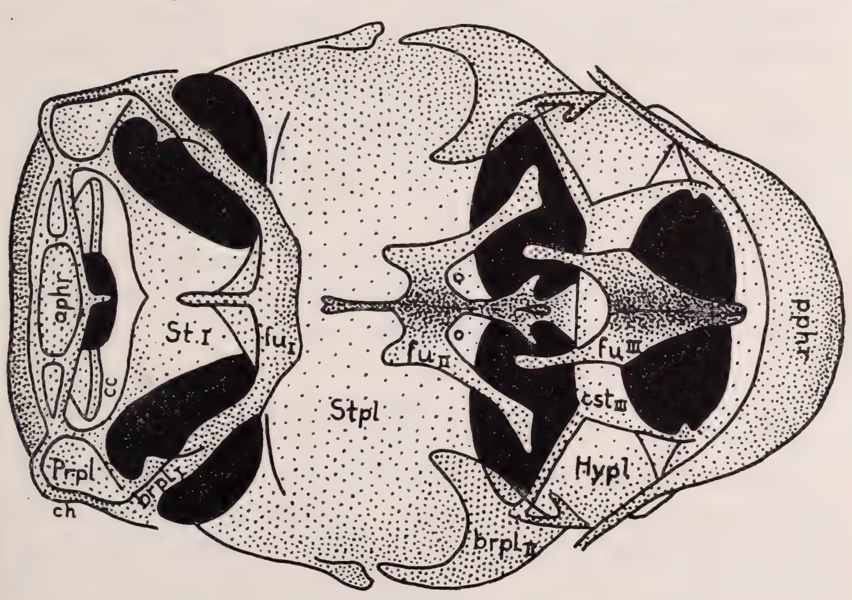


Fig. 4.
Endosquelette du thorax, côté ventral vu de l'intérieur.

r a p h e s il est réduit à une bande chitineuse étroite qui s'intercale entre le postnotum et l'abdomen (Fig. 3, N III, voir aussi fig. 7). Cette bande est le prolongement de l'épimeron III (Epm III) et correspond donc à la partie scutellaire et postnotale du tergum.

b) **Le sternum** a comme dans le mésothorax un développement essentiellement interne. Le f u r c i s t e r n u m porte la base de la furca, dont seule la s p i n a (sp III, fig. 3,) et une cloison étroite entre les deux ouvertures coxales sont visibles à l'extérieur. Le basisternum est soudé aux p o n t s p r é c o x a u x (pacx III) étroits. Le p o n t p o s t c o x a l (ppcx III) se trouve entre les trous coxaux et l'abdomen.

c) **Les pleures** sont en général fort peu étudiées. On peut bien distinguer la suture pleurale, passant de l'articulation coxale vers la partie postérieure du s t i g m a t e I I (S II). Au-devant d'elle se trouve l'é p i s t e r n u m I I I (Eps III), séparé de l'hypopleure par une suture. Sturtevant (*l. c.*) dans son dessin l'incorpore à l'hypopleure. L'é p i m e r u m I I I (Epm III) est peu pigmenté et membraneux, pouvant facilement être pris pour une simple membrane séparant le thorax de l'abdomen. Pourtant il est bien délimité et passe derrière la base du balancier, pour s'élargir légèrement à l'endroit où l'abdomen forme une saillie poilue vers le thorax. L'épimerum se continue dorsalement par le notum III.

La b a s e d u b a l a n c i e r (B) (Fig. 7) est considérée comme un sclérite spécial. Il présente quelques structures dans lesquelles il est un peu difficile de trouver l'homologie avec les parties de l'aisselle de l'aile. La ligne qui passe entre le stigmate II et l'articulation du balancier (art, fig. 7) ne peut être que la s u t u r e p l e u r a l e. La base du balancier correspondrait alors aux pleures du mésothorax: sa partie antérieure à la mésopleure, sa partie postérieure à la ptéropleure.

4. ENDOSQUELETTE [1]

L'endosquelette présente u n s y s t è m e d e c ô t e s (ridges), d e p r o c e s s u s e t d e b r a s (arms), qui servent soit à affermir le squelette, soit à l'insertion des muscles. Toutes ces

[1] Voir figures 3 et 4 sauf indication spéciale.

excroissances internes sont en général indiquées à l'extérieur par les sutures. La côte est une bande saillante, le bras est une côte courte et très saillante, le processus est une excroissance du corps du sclérite dans son plan même. J'ai dénommé les côtes selon leur position respective aux sclérites.

Cou.

Les pièces cervicales sont bordées d'une côte dans leur partie caudale — c ô t e c e r v i c a l e (cc).

Prothorax.

Le pronotum porte à l'intérieur une côte (antecosta de Snodgrass 1927), développée en phragme, séparant le cou du prothorax, nommée alors a n t é p h r a g m e (aphr). Elle forme au milieu du dos une petite épine, servant à l'insertion des muscles cd 4. Vue de l'intérieur, la t r a b é c u l e h u m é r a l e (trh) fait un pont sur le creux de l'humérus et se prolonge en arrière par la côte préscutale. La c ô t e h u m é r a l e (ch) sépare l'humérus de la propleure. La c ô t e p l e u r a l e relie l'articulation coxale (p r o c e s s u s c o x a l, prcx I) avec la base du stigmate I. Elle se prolonge en b r a s p l e u r a l (brpl I) qui est soudé à la furca I (fu I), faisant ainsi un pont au-dessus de l'ouverture coxale.

La f u r c a I (fu I) forme une côte transversale au-dessus du furcisternum et traverse l'ouverture coxale pour rejoindre le bras pleural.

Mésothorax.

La c ô t e p r é s c u t a l e (cpsct), appelée parfois notopleure, sépare le préscutum des pleures. Elle se prolonge dans la c ô t e s c u t a l e 1 (csct 1) qui monte dans le scutum pour finir librement par un petit crochet. La c ô t e s u t u r a l e (csut) est le développement interne de la suture. A sa base se trouve une é p i n e s u t u r a l e (epsut, voir aussi fig. 6) servant à l'insertion des muscles.

Les ailes sont attachées entre le bord du scutum et celui des pleures. Selon l'état de contraction des muscles, les bords du scutum et des pleures se superposent. Le scutum comprend deux

processus articulaires: processus notal antérieur (prna) et processus notal postérieur (prnp) (voir aussi fig. 6). Entre les deux processus se trouve une fente, se prolongeant dans la ligne de flexion du scutum. Derrière l'aile, la côte scutale 2 (csct 2) sépare le scutum de la membrane

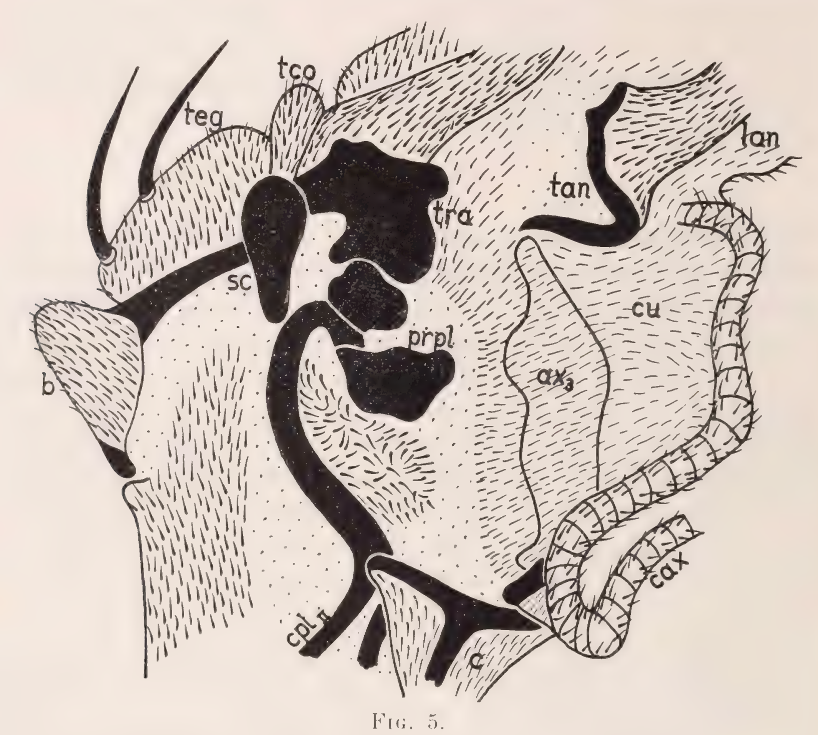


Fig. 5.

Aisselle de l'aile du côté gauche, vue de l'extérieur. Les sclérites d'articulation en noir. On voit les contours de l'axillaire 3 par transparence.

se trouvant entre lui et la postpleure, et la recouvre dans sa partie supérieure.

La côte scutellaire (cscl) sépare le scutum du scutellum. Le postnotum est une grande surface lisse, se prolongeant dans un postphragme (pphr) fortement développé qui sépare une grande partie de la cavité thoracique de celle de l'abdomen. La limite extérieure entre le postnotum et l'abdomen est marquée par une ligne épaisse qui est le notum III (N III). Les côtés du phragme recouvrent à l'intérieur la base des balanciers.

Une côte postnotale (cpn) sépare le postnotum et le phragme de la postpleure. En avant de cette côte postnotale, une côte postpleurale supérieure (cpspl s) s'insinue dans la postpleure inférieure, laquelle fait un creux, limité en bas par la côte postpleurale inférieure (cpspl i).

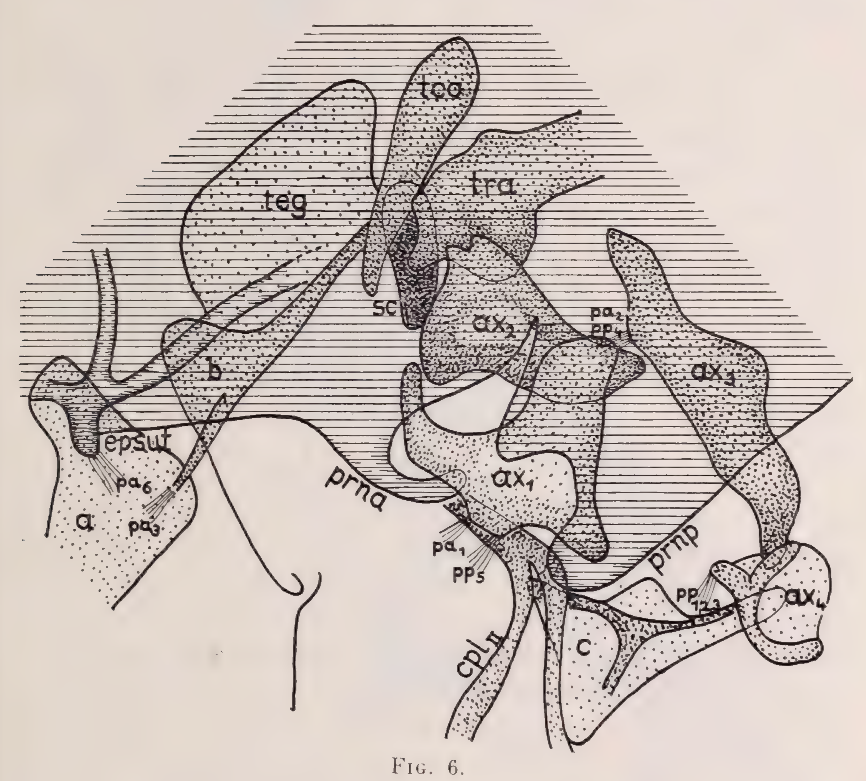


Fig. 6.
Aisselle de l'aile du côté droit, vue de l'intérieur.
Le tergum (hachuré) recouvre une partie de l'articulation.

La côte pleurale II (cpl II) s'étend entre le processus pleural (prpl, fig. 5) et le processus coxal peu développé. Son insertion est une ligne sinueuse décrite sur l'exosquelette comme suture pleurale. Dans la partie inférieure de la ptéropleure, cette ligne s'incurve en avant puis se dirige en arrière. La côte elle-même forme ainsi, en recouvrant la boucle, une poche ouverte en arrière dont le bord libre se prolonge dans le bras pleural II (brpl II).

L'épisternum est divisé en une partie supérieure (mésopleure) et une inférieure (sternopleure) par la côte épisternale (cepst). L'hypopleure est séparée de la ptéropleure par une côte épimérale (cepm).

Insérée sur une membrane médiane, la furca II (fu II) se divise en deux bras allongés dans le sens cranio-caudal.

L'ARTICULATION DE L'AILE (voir fig. 5 et 6).

La première plaque épisternale (basalaire 1 (*a*)) se prolonge à l'intérieur par un bras grossièrement triangulaire, dénommé fulcrum. Ce bras est fixé au-dessous de l'épine suturale par son angle antéro-dorsal. L'autre angle, le postéro-dorsal, est relié par un tendon au basalaire 2 (*b*) et la partie ventrale subit la traction de deux gros muscles pa 4 et pa 5 (fig. 10). Cette traction est transmise par le tendon et le basalaire 2 à la tête de la costa (tco)[1] différenciée en lobule. En avant de ce lobule se trouve un repli membraneux, la tégula (teg) qui fait saillie à la base de l'aile.

Le processus pleural (prpl) prend une forme compliquée pour former l'articulation de l'aile, son extrémité est incurvée en arrière et présente deux excroissances vers l'extérieur: la supérieure s'articule avec la tête du radius (tra). Au-devant de cette tête se trouve un sclérite ovale (sc) qui la soutient probablement quand l'aile est écartée. La sinuosité que décrit le processus pleural est recouverte d'une membrane, formant une bosse poilue. Chez *Calliphora* une membrane d'apparence semblable se forme au-devant du processus pleural, tandis que la membrane homologue à celle que je viens de signaler est sans poils, brunâtre et d'apparence froissée.

Quatre pièces axillaires forment l'articulation dorsale. La ressemblance avec la mouche domestique est très grande et pour les détails de l'articulation, on peut consulter le travail de MIHALYI (1936). L'axillaire 1 (ax 1) est extérieur à la fente scutale, tandis que sa partie portant les muscles pa 1 et pp 5 s'enfonce dans l'espace de la fente. Par l'intermédiaire de l'axil-

---

[1] Tête = partie basale de chaque nervure de l'aile, formant un sclérite chitineux d'articulation.

laire 2 (ax 2) s'établit l'articulation avec le processus pleural et la tête du radius. L'axillaire 3 (ax 3) a une forme allongée, il s'articule par son extrémité ventrale avec l'axillaire 4

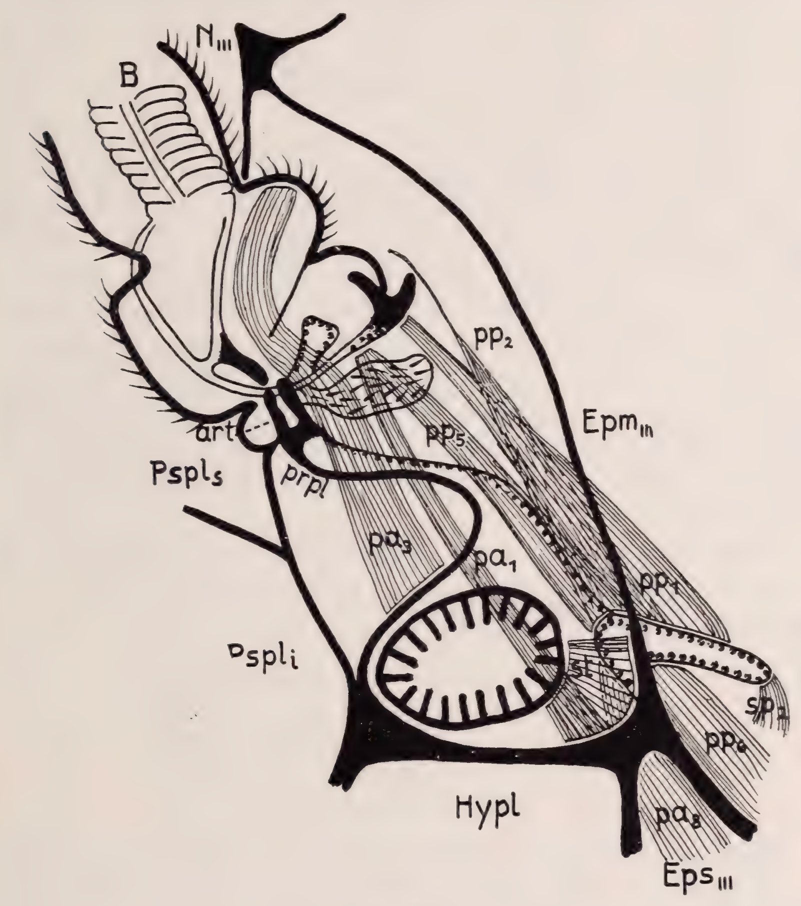


Fig. 7.
Base du balancier du côté gauche, vue de l'extérieur.
On voit par transparence l'endosquelette et les muscles.

(ax 4) (= hintere Gelenkfortsatz des Notum, Mihalyi, *l. c.*). Son autre extrémité est en relation par un pont chitineux avec la tête de l'analis (tan). Une troisième articulation s'établit avec l'axillaire 2.

La corde axillaire (cax) est un repli membraneux, dont le bord renflé constitue une sorte de tuyau. Elle s'étend du scutellum

au basalaire 3 (c) où elle se replie et constitue dès lors le cuilleron allaire (cu). Ce dernier englobe dans sa base l'axillaire 3 (ax 3) tandis que son bord libre rejoint l'aile en bas du lobe anal (lan).

Metathorax (fig. 3 et 7).

Le tergum est trop étroit pour présenter une structure interne quelconque. Entre l'épisternum III et l'épimerum III se trouve la côte pleurale (cpl III) allongée en un bras difficilement visible. La côte passe du processus coxal bien marqué vers le stigmate II, à la hauteur duquel elle porte une épine recourbée en arrière, portant le muscle sp 2. Au-dessus du stigmate, la côte rejoint l'articulation du balancier (art) en formant le processus pleural (prpl). Les deux têtes du processus peuvent bien être comparées à celles du mésothorax, elles s'articulent avec une tête du balancier, correspondant à la tête de la costa. En arrière du processus pleural on peut retrouver la membrane poilue.

Le basisternum III porte une côte sternale transversale (cst III), reliée à la furca III (fu III) qui a deux bras à base médiane large.

5. MUSCLES [1]

Je commencerai par la description des muscles du mésothorax, car ils sont les mieux développés et les plus typiques. Ils seront désignés par leurs points d'insertion. Dans les autres segments les mêmes lettres et chiffres seront utilisés pour marquer les homologies. Pour qu'on puisse identifier les muscles décrits dans mon travail avec ceux étudiés par Maki (1940), j'ai fait suivre les désignations que j'emploie, des chiffres de Maki, mis entre parenthèses, chiffres se rapportant à *Orthellia claripennis*.

[1] Voir les figures 8 à 12, chacune présentant les muscles plus profonds après l'enlèvement des muscles superficiels.

MÉSOTHORAX.

Muscles longitudinaux dorsaux ld (WEBER: dlm).

ld 1 *a*, *b*, *c* préscutum — postphragme (20).
ld 1 *d* préscutum — postnotum (21 p. p.).
ld 1 *e*, *f* scutum — postnotum (21 p. p.).
ld 2 scutum, partie latérale — postpleure, partie inférieure (22).

Muscles longitudinaux ventraux, lv (WEBER: vlm).

lv II furca I — furca II, présent chez les mouches fraîchement sorties de la pupe, disparaît plus tard: il était signalé seulement par LUKS (1883).

Muscles dorso-ventraux, dv (WEBER: dvm).

dv 1, 2, 3 préscutum — sternopleure (23).
dv 5 scutum, partie latérale — trochanter de 2e patte, rejoint le tendon commun avec b 2 et les muscles de la coxa (42).
dv 6 *a*, *b* scutum — hypopleure (40).

Muscles sterno-pleuraux sp (WEBER: zm).

sp 1 furca II, partie latérale du bras — bras pleural II (36).
sp 2 furca II, partie postérieure du bras — côte pleurale II, s'insérant par un tendon sur l'angle entre la sternopleure et hypopleure (37).

Muscles pédieux b (WEBER: bm).

b 1 furca II, membrane médiane, sa partie antérieure — coxa II, partie antérieure (38, 39).
b 2 furca II, partie externe du bras — trochanter (voir dv 5) (43).
b 3 furca II, base du bras — coxa II, partie postérieure (41).

Muscles pleuraux antérieurs pa (WEBER: pm ant.) [1].

comprennent les muscles qui se trouvent au-devant de la côte pleurale. Leur numération est entièrement arbitraire.

[1] Voir aussi fig. 6.

pa 1 côte épisternale, partie antérieure — axillaire 1 (27).

pa 2 côte épisternale, partie postérieure — axillaire 3, partie supérieure, tendon commun avec pp 4 (29).

pa 3 côte épisternale, partie antérieure, au-dessous de pa 1 — base du basalaire 1, lié par un tendon au basalaire 2 et à la tête de costa (35).

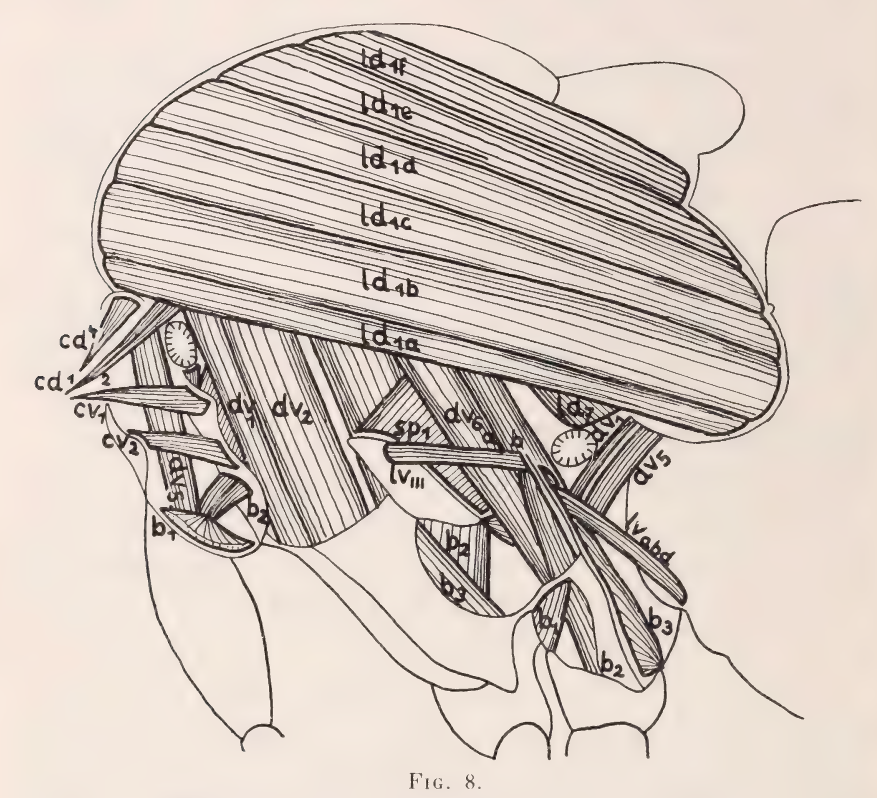


Fig. 8.

Moitié sagittale droite du thorax avec ses muscles.
Toutes les explications dans le texte.

pa 4 côte préscutale — bras du basalaire 1 (25).

pa 5 bras du basalaire 1 (fulcrum) — crochet de la côte scutale (24).

pa 6 côte pleurale II, partie supérieure — épine suturale (26).

pa 7 côte pleurale entre Ptpl et Stpl — trochanter II (44).

Muscles pleuraux postérieurs pp (Weber: pm post.).

pp 1 bras pleural, extrémité — axillaire 4 (31) (R_6, Mihalyi).

pp 2 bras pleural, base — axillaire 4 (32) (R_8, Mihalyi).

pp 3 pteropleure, sous la poche pleurale — tendon commun avec pp 2 (34).

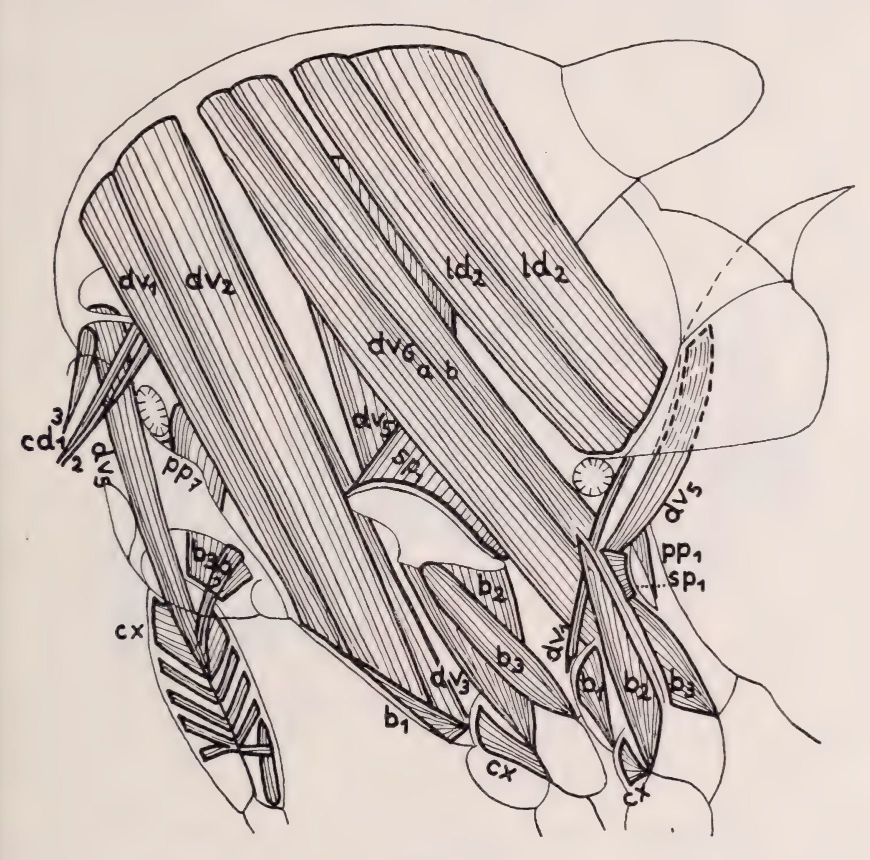


Fig. 9.

Même préparation après l'ablation des muscles longitudinaux dorsaux et ventraux et d'une partie de furca II et III.

Maki (*l. c.*) trouve chez *Orthellia* encore un 4e muscle (33) qui s'insère sur l'axillaire 4 (R_4, R_5, Mihalyi).

pp 4 poche pleurale — axillaire 3, partie supérieure, tendon commun avec pa 2 (30).

pp 5 base du bras pleural — axillaire 1, tendon avec pa 1 (28).

Pour Mihalyi (1935) un tendon commun part des axillaires 2 et 3 pour les muscles R_1 et R_5 (= pp 3) et R_2 et R_3 (= pa 2, pp 4), ce qui est contraire à mes observations, ainsi qu'à celles de Maki.

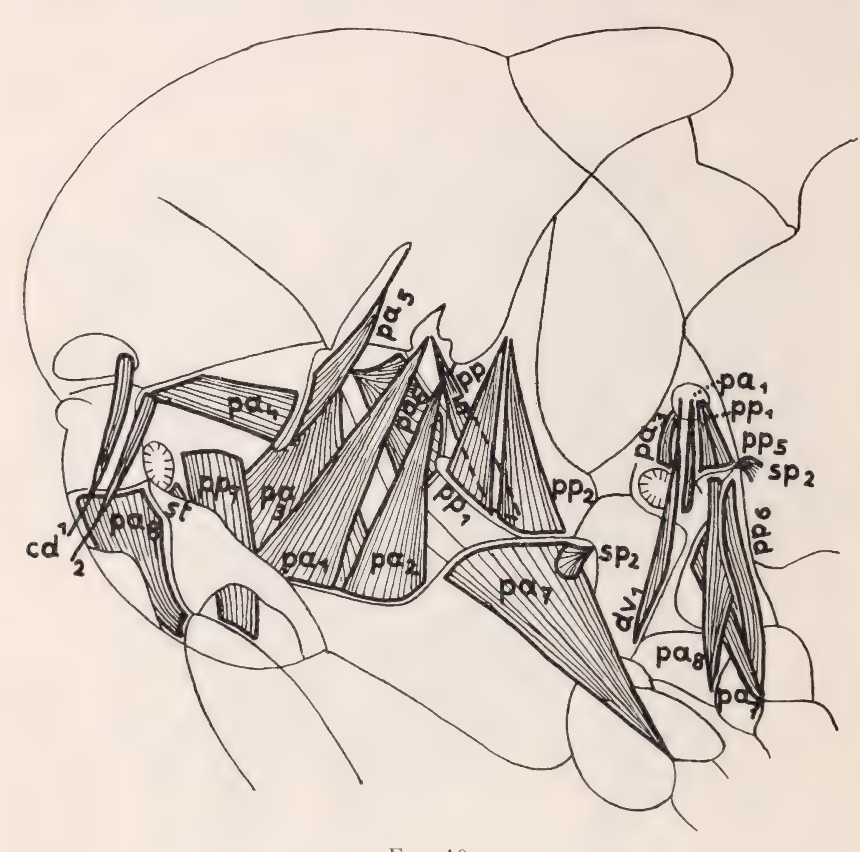


Fig. 10.
Même préparation, les muscles dorsoventraux et les muscles pédieux sont enlevés.

Aussi ce ne sont pas les coussins membraneux de la base de l'aile qui portent les muscles $D_{1,2}$ (= pa 6) mais bien la côte pleurale voisine.

La mouche à peine éclose possède de nombreuses fibres musculaires qui relient le bras pleural II avec le bord inférieur du scutum. Ces muscles ne se retrouvent plus dans la mouche adulte.

Prothorax [1].

Muscles longitudinaux.

Il est impossible de les homologuer avec certitude avec ceux du mésothorax. Tout au plus l'homologie serait-elle possible pour

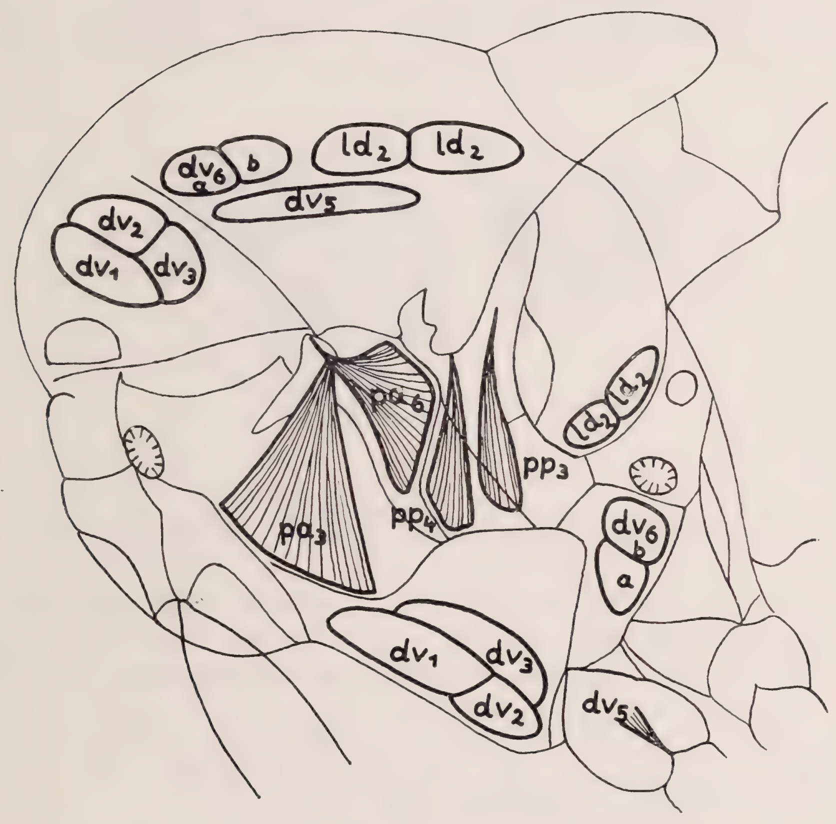


Fig. 11.

Même préparation après l'ablation de presque tous les muscles montre les insertions des muscles dorsoventraux et du muscle longitudinal dorsal ld 2.

ceux qui relient le prothorax à la tête et au cou. Je nommerai ces muscles : muscles cervicaux.

[1] Voir fig. 12.

Muscles cervicaux dorsaux cd.

cd 1 humérus, partie postérieure, au-dessus de la trabécule — occiput, partie dorso-latérale (2).

cd 2 humérus, partie postérieure, au-dessous de la trabécule — occiput, partie dorso-latérale (3).

cd (1) suture — tendon commun avec cd 1 et cd 2, présent seulement immédiatement après l'éclosion.

cd 3 humérus, partie antérieure, devant la trabécule — cervicale, partie antérieure (11).

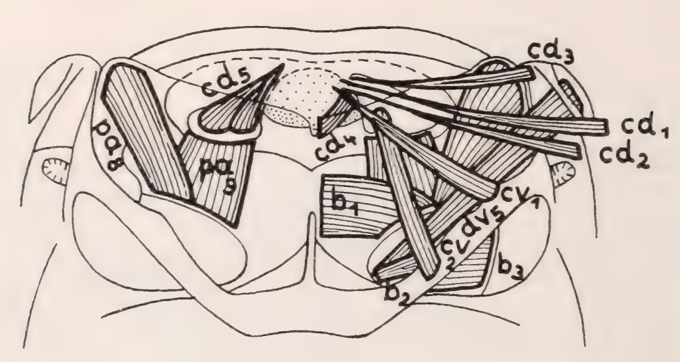


Fig. 12.

Les muscles du prothorax.

A gauche plusieurs muscles sont enlevés pour montrer les muscles plus profonds.

cd 4 épine de l'antéphragma — occiput, partie dorso-latérale (1).

cd 5 *a*, *b* côte cervicale — occiput, partie dorso-latérale (9, 10).

Muscles cervicaux ventraux cv.

cv 1 furca I — occiput, p. ventrolatérale (4, 5, 6).

cv 2 furca I — cervicale, partie médiane (7).

Muscles dorsoventraux dv I

dv 5 humérus — trochanter I, tendon commun avec b 2 et les muscles coxaux cx (18).

Muscles pédieux b I.

b 1 basisternum — coxa I, partie antérieure (14).

b 2 furca I, partie antérieure — trochanter I, voir dv 5 (19).

b 3 furca I, partie postérieure — coxa I, partie postérieure (16).

Muscles pleuraux p I.

pa 8 côte humérale et côte pleurale, partie supérieure — coxa I, partie antérieure (17).
pa 9 côte cervicale — coxa I, partie antérieure (13).
pp 7 mésopleure, derrière le stigmate — coxa I, partie postérieure (15).

Muscle du stigmate st I.

st base du stigmate — trachée (45).

Métathorax. [1]

Muscles longitudinaux dorsaux.

N'existent pas.

Muscles longitudinaux ventraux lv III.

lv III furca II, extrémité du bras — furca III, partie antérieure du bras (47).
lv abd furca III — premier sternite de l'abdomen (66, 67).

Muscles dorsoventraux, dv III.

dv 1 côte sternale — notum III, au-dessus de la base du balancier, tendon commun avec pp 2 ? (48).
dv 5 notum III, partie latérale de la bande entre post-notum et postphragme — trochanter III, tendon commun avec b 2 et les muscles coxaux cx. Le muscle passe devant le bras pleural au-dessus duquel il croise la côte pleurale III (59).

Muscles sternopleuraux, sp III.

sp 1 furca III — bras pleural III (54).
sp 2 furca III — épine de la côte pleurale III (55).

[1] Voir aussi fig. 7.

Muscles pédieux, b III.

b 1 côte sternale III — coxa III, partie antérieure (56).
b 2 furca III, partie antérieure — trochanter III, voir dv 5 (60).
b 3 furca III, partie postérieure — coxa III, partie postérieure (57).

Muscles pleuraux, p III.

pa 1 côte épimérale, partie postérieure, en arrière du stigmate — base du balancier (49).
pa 3 côte située au-dessus du stigmate II — passe dans le balancier par l'ouverture de l'insertion (53 ?).
pa 7 côte située entre Hypl et Eps III, partie supérieure — trochanter III, tendon commun avec pp 6.
pa 8 côte pleurale III, partie antérieure — coxa III, partie antérieure (58).
pp 1 épine de la côte pleurale, partie antérieure — base du balancier (52).
pp 2 épine de la côte pleurale, partie antérieure — notum III au-dessus de la base du balancier (50).
pp 5 épine de la côte pleurale, partie postérieure — base du balancier, insertion commune avec pa 1 (51).
pp 6 côte pleurale, partie postérieure, à la base du bras — trochanter III, tendon commun avec pa 7 (61).

Les homologies des muscles du balancier ne peuvent pas être établies d'une manière sûre. Les chiffres des muscles que j'indique représentent seulement les homologies probables. D'après son trajet, le muscle pp 2 serait homologue aux muscles du mésothorax reliant le bras pleural au bord inférieur du scutum.

6. LA LOCALISATION DU SQUELETTE ET DES MUSCLES DANS LES DISQUES IMAGINAUX

Dans mon travail sur l'ablation des disques imaginaux (Zalokar 1943) j'avais étudié seulement l'exosquelette. Les organes internes du thorax sont étudiés dans la présente note sur le même matériel. L'observation fut quelquefois rendue très difficile par la petite taille de l'insecte.

Prothorax.

Après l'ablation du disque prothoracique dorsal, l'humérus est remplacé par une membrane sans poils et la trabécule humérale manque. Le notum I ainsi que son antephragme restent normaux. Tous les muscles du prothorax sont présents, ils s'insèrent aux endroits habituels. Le dv I,5 part du creux de la membrane remplaçant l'humérus. Tous les muscles du mésothorax, notamment pa II, 4, sont également présents et normaux. Le disque ne contient donc pas d'ébauches de muscles.

Après l'ablation du disque prothoracique ventral, le notum I et l'humérus sont normaux, l'antéphragme et la trabécule humérale présents. Dans l'endosquelette la furca I et le bras pleural I manquent. Les muscles cervicaux dorsaux (cd 1 à 5) sont présents, tous les autres muscles du prothorax (cv 1, 2, dv I, 5; b I, 1, 2, 3; pa I, 8, 9; pp I, 5) sont absents. Rien d'anormal pour le mésothorax. Le disque contient donc l'ébauche de tous les muscles ventraux du prothorax.

Mésothorax.

L'ablation du disque mésothoracique dorsal donne la déficience appelée « hémithorax » dans laquelle presque la moitié du thorax manque. Aussi le thorax étant très déformé, l'observation de ses muscles et du squelette est difficile.

La moitié normale est tordue, mais elle possède son endosquelette intact. Tous les muscles y sont présents, quoique les dorsaux longitudinaux (ld 1) soient plus nombreux. Plusieurs de ces faisceaux doivent appartenir à la moitié supprimée.

La moitié déficiente est raccourcie par le rapprochement du pro- et du méta-thorax. Le notum I et l'antéphragme sont présents et plus ou moins normaux. Les pleures dorsales (Mspl, Ptpl, Pspl) sont absentes, mais un bras pleural rudimentaire se forme au-dessus de la sternopleure. Le sternum et les pleures ventrales (Stpl, Hypl) sont normaux.

Les muscles longitudinaux ne sont pas entièrement absents, étant représentés, je viens de l'indiquer, par les faisceaux supplémentaires observés du côté normal. Sur la coupe microscopique sagittale, on voit passer ces muscles derrière le postphragme pour s'insérer sur la membrane qui remplace le thorax absent. Quant à

ld 2 on ne peut rien dire de précis à son sujet. Pour Schulz (1938) tous les muscles de la moitié manquante seraient absents, notamment les longitudinaux dorsaux.

Les muscles dorsoventraux (dv 1 à 3, dv 5, dv 6) sont présents et ventralement ils s'insèrent à leur place habituelle. Dorsalement, ils finissent librement dans le thorax. Dv 5 est bien développé, il peut s'insérer au-dessus du bras pleural rudimentaire sur la membrane remplaçant le notum absent.

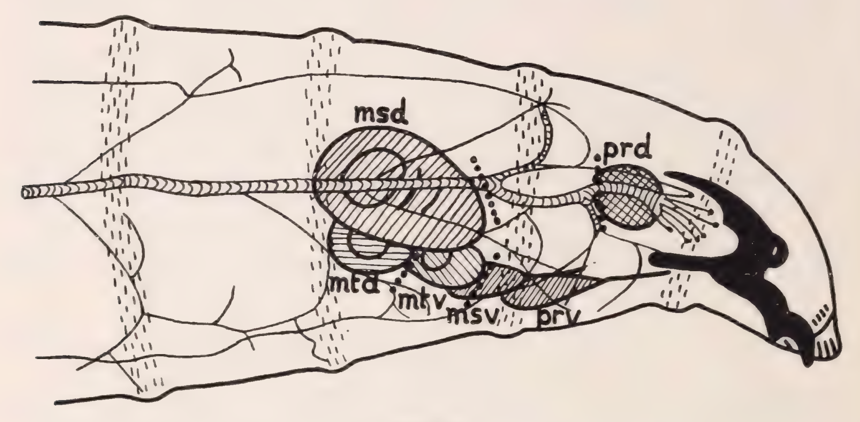


Fig. 13.

Larve de Drosophile, montrant la topographie des disques imaginaux. Les gros traits interrompus montrent l'incisure faite pour enlever les disques correspondants.

prd = disque prothoracique dorsal, prv = disque prothoracique ventral
msd = disque mésothoracique dorsal, msv = disque mésothoracique ventral
mtd = disque métathoracique dorsal, mtv = disque métathoracique ventral

Les muscles sternopleuraux (sp 1, sp 2) sont présents, le premier (sp 1) s'attache à ce même bras.

Une observation des muscles pleuraux est presque impossible. Le pa 4 semble être présent. Le pa 7 existe et s'insère au-dessous du bras pleural rudimentaire.

Tous les muscles de la moitié ventrale (b 1, 2, 3) sont en place. Le prothorax et le métathorax sont complets, mais déformés.

L'ablation du disque mésothoracique ventral (fig. 14) provoque l'absence des parties ventrales du mésothorax. Le tergum est normal, les pleures dorsales présentes, mais la ptéropleure très réduite et étroite. La côte pleurale est intacte dans sa partie supérieure, mais la poche et le bras pleural sont réduits et

méconnaissables. La furca II est absente du côté opéré, présente et déformée du côté sain.

Les muscles longitudinaux dorsaux ld 1 ont un nombre de faisceaux réduit à 4; tantôt les supérieurs, tantôt les inférieurs

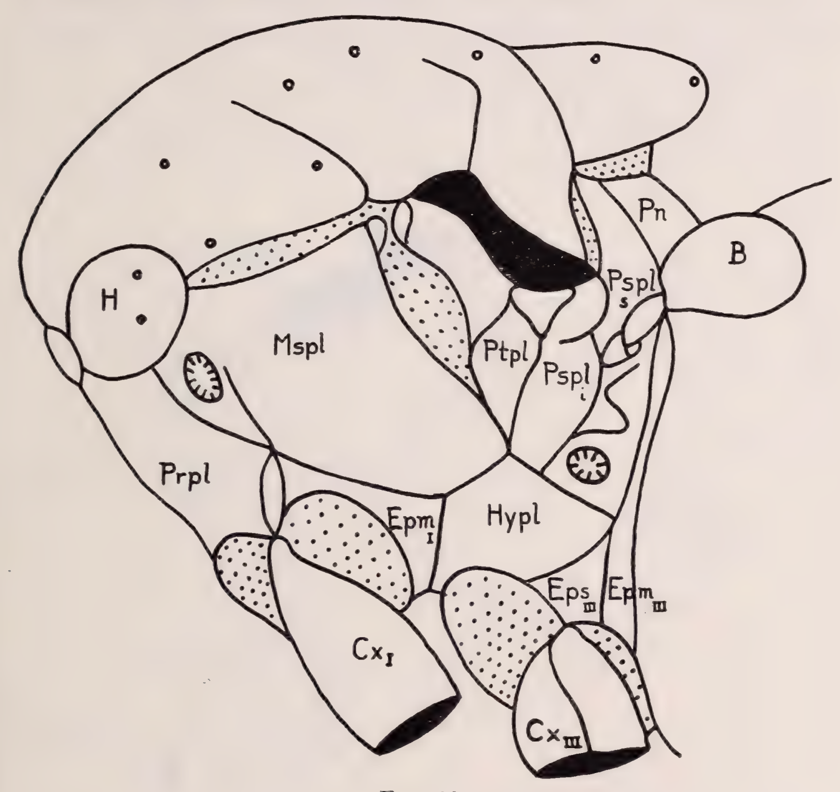


Fig. 14.
Thorax de Drosophile après l'ablation du disque mésothoracique ventral. La coxa II avec sa base manque.

manquent. Ld 2 est présent. Le muscle longitudinal ventral lv III s'insère sur la furca I au lieu de s'insérer sur la furca II. Tous les muscles dorsoventraux (dv 1, 2, 3; dv 5; dv 6 a, b) sont absents. Les deux muscles sternopleuraux (sp 1, 2) et tous les muscles pédieux (b 1, 2, 3) aussi.

Les muscles pleuraux sont en grande partie inexistants (pa 1, 2, 3, 5, 7). Le muscle pa 6 est toujours présent, tandis que le pa 4 peut manquer. Les muscles pleuraux postérieurs (pp 1, 2, 3, 4, 5)

sont réduits à quelques fibres, ce qui rend leur identification impossible.

Tous les muscles du prothorax et du métathorax sont présents.

Le disque dorsal comprend donc l'ébauche de toute la moitié dorsale du thorax, quoique les muscles dorsaux longitudinaux en soient partiellement indépendants. Une partie de leur matériel

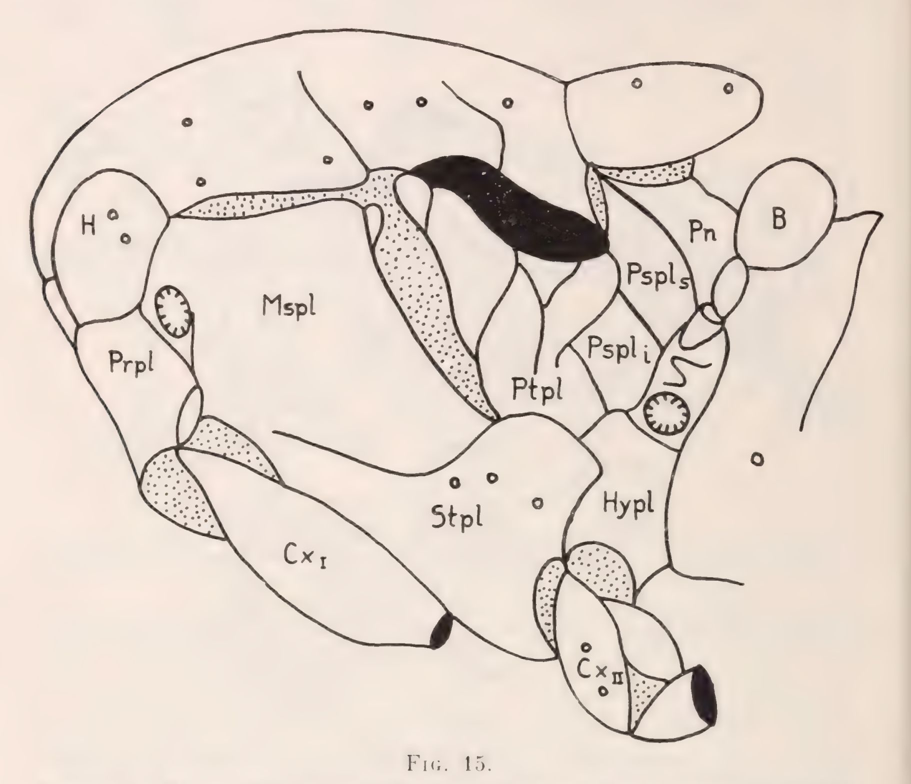


Fig. 15.

Thorax de Drosophile après l'ablation du disque métathoracique ventral. La coxa III avec sa base manque.

semble provenir du disque ventral. Ce dernier correspond à la moitié ventrale du mésothorax, avec les muscles dorsoventraux, pédieux et sternopleuraux. Les muscles pleuraux sont en partie compris dans ce disque, mais probablement aussi dans le disque dorsal, à moins qu'ils ne soient pas indépendants comme les dorsolongitudinaux.

MÉTATHORAX.

L'ablation du disque du balancier ne change pas beaucoup la structure du thorax. Le mésothorax reste normal, et le postphragme bien développé. Le notum III est absent du côté opéré. La côte pleurale III avec son bras, l'épimeron et l'épisternum sont bien développés jusqu'à la hauteur du stigmate II. Les muscles dorsoventraux dv 1 et dv 5 sont présents. Leur insertion ventrale est à la place normale, mais leur extrémité supérieure reste libre. Les petits muscles du balancier (pa 1, pa 3,

TABLEAU I.

Localisation des parties thoraciques dans les disques imaginaux.

Disque		Exosquelette	Endosquelette	Muscles
prothorax	dorsal	humérus	trabécule humérale	—
	ventral	propleure sternum I patte I épimeron I	furca I bras pleural I	cv 1, 2; dv I, 5; b I 1, 2, 3 pa I, 8, 9 pp I, 7
mésothorax	dorsal	préscutum scutum scutellum postnotum mésopleure ptéropleure postpleure aile avec son articulation	postphragme bras pleural II (partiellement)	? pa 6
	ventral	sternopleure hypopleure patte II ptéropleure (partiellement)	furca II bras pleural II (partiellement)	dv 1, 2, 3; dv 5 dv 6, a, b; sp 1, 2 b 1, 2, 3 pa 1, 2, 3, 5, 7, 4 ? ld 1 (partiellement)
métathorax	dorsal	notum III base du balancier balancier avec son articulation	—	pa III, 1, 3 pp III, 1, 2, 5
	ventral	sternum III patte III épisternum III épimeron III	bras pleural III furce III	lv III dv III, 1, 5 b III, 1, 2, 3 pa III, 7, 8 pp III, 6

pp 1, pp 2, pp 5) sont absents, autant que l'observation permette de s'en assurer. Rien de changé pour les muscles de la patte et les muscles sternopleuraux.

L'ablation du disque ventral (fig. 15) entraîne la disparition de la côte pleurale III, de son bras et de la furca III. Seule la partie supérieure de la côte pleurale, à la base du balancier, et le notum ne sont pas affectés.

Le muscle longitudinal ventral lv III manque, le muscle lv abd va de l'abdomen à la furca II. Tous les muscles des pattes (b 1, 2, 3) et les pleuraux inférieurs (pa 7, 8 et pp 6) sont absents. On peut observer les deux petits muscles du balancier pa 1 et pp 1, mais pas les autres, probablement insignifiants. Il n'y a pas de muscles dorsoventraux dv 1 et dv 5.

Le disque dorsal comprend donc les muscles du balancier, tandis que tous les autres muscles trouvent leur origine dans le disque ventral.

Le tableau I résume les localisations des parties thoraciques dans les disques imaginaux.

7 DISCUSSION

Développement en mosaïque.

Les ablations de disques montrent nettement une absence complète de régénération ou de régulation chez la Drosophile. Le disque de l'aile, extrait partiellement, donne une imago défectueuse, la déficience correspond à la quantité du matériel enlevé (Zalokar 1943). Parfois les parties manquantes de l'exosquelette peuvent être remplacées par les membranes chitineuses qui sont des simples formations de l'hypoderme. Ainsi l'humérus est remplacé par une bosse membraneuse, et dans l'hémithorax une membrane recouvre la moitié déficiente.

En l'absence d'une sclérite, celui qui lui serait contigu peut s'élargir par compensation. Ainsi le pont post-coxal I, l'épimeron I et le pont antécoxal III, normalement peu visibles, se développent après l'ablation du disque de la patte II. Le pont antécoxal III se continue par une membrane qui remplace partiellement l'hypopleure absente. L'ablation du disque de la patte III fait apparaître le pont postcoxal II qui se prolonge dans l'hypopleure. Ce n'est

pas une régulation, ni un remaniement du matériel présent, mais les parties qui n'arrivent pas à se développer dans l'animal entier peuvent le faire alors à partir du matériel qui leur était destiné.

L'absence de régénération n'est pas le cas général chez les Insectes. Weber (1907) a observé la régénération des élytres et des ailes de *Tenebrio* adulte. Kamerer (1907) prétend aboir obtenu la régénération de l'aile chez *Calliphora* adulte vingt jours après l'arrachement de l'aile. Von Ubisch (1918) fait des ablations partielles du blastème de l'aile dans la chenille de *Lymantria.* Après un temps de latence de vingt-deux jours la régénération commence. Mais les disques des pattes, une fois formés, ne régénèrent plus chez la chenille (Bodenstein 1941) et Lüscher (1944) les trouve déterminés au moment de la différentiation histologique embryonale. Megušar (1907, 1910) décrit des nombreux cas de régénération des pattes et des ailes dans les larves des Coléoptères et des Orthoptères. Après chaque mue, le régénérat se perfectionne. Cependant, dans les nymphes de Coléoptères, les blessures des ailes ne se cicatrisent pas et les ailes des Orthoptères adultes ne régénèrent plus. Ainsi l'observation de Kamerer paraît très invraisemblable; si la régénération n'a pas lieu chez la Mouche dans les stades larvaires (Geigy 1931), il est encore moins probable qu'elle s'effectue chez l'adulte.

L'absence de régénération des disques entiers chez la Drosophile pourrait s'expliquer par leur apparition précoce et leur séparation presque complète du tissu épithélial générateur. Mais l'absence de régénération dans le disque même montre qu'il s'agit d'un développement en mosaïque. Pourtant il faut penser que le développement de la Mouche est trop rapide pour permettre au tissu du disque de se réorganiser. Mes expériences portent sur les derniers stades larvaires, juste avant la pupaison, à un moment où même les Lépidoptères ne peuvent plus régénérer l'aile. Mais Geigy (1931 *b*) dans ses expériences de destruction des territoires des disques par les rayons ultra-violets montre qu'il n'y a pas trace de régénération. Il a obtenu des déficiences imaginales pareilles aux miennes en agissant sur l'embryon. Il ne donne pas l'anatomie interne de l'imago obtenue, mais les muscles doivent être présents, car l'ébauche du disque imaginal ne comprend que l'ectoderme, avec adjonction tardive du mésoblaste.

L'anatomie et les localisations.

L'étude exacte de l'anatomie du thorax de la Drosophile permet de reconnaître la forme et la présence des différentes parties du corps et de noter leurs absences et déficiences.

La Mouche à peine éclose possède quelques muscles qu'elle perd bientôt: cd (1), lv II et les fibres reliant le bras pleural II avec le scutum. J'ai pu observer tous ces muscles aussi chez une jeune *Calliphora*. Aucun des travaux traitant de la métamorphose ou de l'anatomie normale des Diptères ne mentionne ces muscles, sauf celui de Luks (1883) qui signale les lv II. Ainsi il n'est pas possible d'affirmer s'ils représentent des restes des muscles larvaires qui auraient persisté, après avoir été partiellement remaniés, et se seraient insérés sur le squelette imaginal, ou s'ils sont des formations purement imaginales, destinées à disparaître bientôt.

L'ablation des disques imaginaux a permis de délimiter les territoires des parties imaginales provenant de chaque disque. Dans le prothorax pourtant, le notum I ainsi que les muscles cervicaux dorsaux ne dérivent d'aucun des disques envisagés. Ils se développent aussi bien après l'ablation des disques prothoraciques dorsal ou ventral, ou du disque mésothoracique dorsal. Le disque de l'humérus (appelé ordinairement disque prothoracique dorsal) a aussi une origine différente de celle des autres disques. Il ne contient pas de myoblastes.

Les territoires du mésothorax ont été bien délimités par Chen (1929), Strasburger (1935) et Schulz (1938), sauf qu'ils attribuaient le métanotum (en réalité postnotum) et l'hypopleure entière aux disques métathoraciques. Erreur qui provient moins d'une mauvaise observation que de la fausse dénomination de ces parties. Pourtant, Audouin (1824), père de la morphologie comparée du thorax des Insectes, les avait déjà bien interprétées.

Les travaux sur la métamorphose et le développement de la Mouche (Weissmann 1864, van Rees 1889, Pérez 1910) s'occupent de l'origine générale des muscles et non de leur localisation dans les disques. Van Rees et Pérez distinguent deux types de formation de muscles imaginaux: 1) les muscles purement imaginaux, se formant à partir des myoblastes des disques (tous les muscles intrinsèques et extrinsèques des pattes) et 2) les muscles imaginaux provenant de la réorganisation des muscles larvaires. Les noyaux

des myoblastes imaginaux envahissent, dans ce deuxième type, les restes des muscles larvaires dont les noyaux ont émigré à l'intérieur des fibres qui ont perdu leur striation. Ces nouveaux noyaux contribuent à la formation d'un synctium musculaire, caractéristique pour ces grands muscles indirects du vol.

Malheureusement les auteurs ne précisent pas si, dans cette deuxième catégorie des muscles, on compte seulement les longitudinaux dorsaux ld 1, ou aussi les ld 2 et les dorsoventraux dv 1, 2, 3 et dv 6 a, b. Chez *Psychoda (Nématocera)* les muscles dorsolongitudinaux ld 1 et ld 2 se forment à partir de muscles spéciaux présents déjà dans la larve, mais différents des autres muscles larvaires (Feuerborn 1927).

La méthode de l'ablation des disques permet de localiser l'origine des muscles. Il est naturel que les muscles formés selon le premier type disparaissent avec l'ablation des disques. Il est curieux de constater que la plupart des muscles directs du vol sont localisés dans le disque ventral et quelques-uns seulement dans le dorsal. Les muscles dorsoventraux (dv 1, 2, 3; dv 5, 6 *a*, *b*) disparaissent après l'ablation du disque mésothoracique ventral; ils se forment donc exclusivement à partir de ce disque.

Quant aux muscles longitudinaux dorsaux, d'après Schulz (1938), ils n'existent pas dans l'hémithorax. Mais mes préparations de hémithorax expérimental montrent clairement que le muscle ld 1 a plus de six faisceaux, dont plusieurs s'insèrent sur la membrane remplaçant le thorax défectueux. Ces fibres surnuméraires ne peuvent provenir que des muscles larvaires, peut-être avec l'aide des myoblastes du disque dorsal présent ou du disque ventral. La petite taille et la déformation de l'objet ne permettent pourtant pas de trancher la question. Il faudrait pour cela refaire les mêmes expériences sur *Calliphora* ou *Musca domestica*.

8. RÉSUMÉ

1. L'anatomie du squelette et des muscles du thorax de la Drosophile n'était pas assez connue.

2. Dans le travail présent elle est décrite à l'aide des figures, selon les données de morphologie comparée des Insectes.

3. Les pièces de l'exosquelette, excepté les ailes et les extrémités, sont dénommées.

4. Dans l'endosquelette, les côtes, les bras et les processus sont décrits et l'articulation de l'aile étudiée.

5. Une description des muscles est donnée selon leurs points d'insertion.

6. Par la méthode de l'ablation des disques imaginaux dans la larve il était possible de déterminer la localisation des parties thoraciques dans les disques imaginaux. Le tableau I en donne le résumé.

7. L'ablation des disques montre qu'il n'y a pas de régulation ni de régénération pendant la pupaison. Par cette ablation il était possible de préciser les relations morphologiques de certains sclérites. La connaissance approfondie de l'anatomie des muscles a permis de trouver trois muscles pas encore décrits qui existent dans la Mouche à peine éclose et disparaissent bientôt.

LISTE DES ABRÉVIATIONS DES PIÈCES SQUELETTIQUES

a = basalaire 1
Abd = abdomen
aphr = antéphragme
ax 1 à 4 = axillaires 1 à 4
B = balancier
b = basalaire 2
brpl II, III = bras pleural II et III
c = subalaire
cc = côte cervicale
Ce = cervicale
cepm = côte épimérale
cest = côte épisternale
ch = côte humérale
cpl I à III = côte pleurale I à III
cpn = côte postnotale
cpsct = côte préscutale
cpspl s, i = côte postpleurale supérieure et inférieure
cscl = côte scutellaire
csct 1, 2 = côte scutale 1 et 2
cst = côte sternale
csut = côte suturale
cu = cuilleron allaire
cax = corde axillaire
Cx I à III = coxes I à III
Epm I à III = épimeron I à III
Eps I à III = épisternum I à III
epsut = épine suturale
flex = ligne de flexion
Fst = furcisternum
fu I à III = furca I à III
H = humérus
Hypl = hypopleure
lan = lobe anal de l'aile
Mspl = mésopleure
N I à III = notum I à III
pacx II, III = pont antécoxal II, III
Pn = postnotum
ppcx I à III = pont postcoxal I à III
pphr = postphragme
prcx I = processus coxal I
prna = processus notal antérieur
prnp = processus notal postérieur
Prpl = propleure
prpl = processus pleural
Psct = préscutum
Pspl s, i = postpleure supérieure et inférieure
Ptpl = pteropleure
S I, II = stigmate I et II
sc = sclérite de l'articulation de l'aile
Scl = scutellum
Sct = scutum
sp II, III = spina II et III
spl = suture pleurale
St I = sternum I
Stpl = sternopleure
sut = suture
tan = tête de l'analis
tco = tête de la costa
tég = tégula
tra = tête du radius
trh = trabécule humérale

9. BIBLIOGRAPHIE

1945. Aboïm, A.-N., *Développement embryonnaire et post-embryonnaire des gonades normales et agamétiques de* Drosophila melanogaster. Rev. suisse Zool., 52.

1824. Audouin, V., *Recherches anatomiques sur le thorax des animaux articulés et celui des insectes hexapodes en particulier.* Ann. Sci. nat., 1.

1936. Auerbach, Ch., *The development of the legs, wings and halteres in wild type and some mutant strains of* Drosophila melanogaster. Trans. roy. Soc. Edinburgh, 58.

1939. Behrendt, R., *Untersuchung über die Wirkungen erblichen und nichterblichen Fehlens bzw. Nichtgebrauchs der Flügel auf die Flugmuskulatur von* Drosophila melanogaster. Z. wiss Zool., 152.

1909. Berlese, A. *Gli Insetti*, I. Milano.

1941. Bodenstein, D. *Investigations on the problem of metamorphosis.* VIII. *Studies on leg determination in Insects.* J. exp. Zool., 87.

1929. Chen, T. Y., *On the development of imaginal buds in normal and mutant* Drosophila melanogaster. Journ. Morph., 47.

1909. Crampton, G. C., *A contribution to the comparative morphology of the thoracic sclerites of insects.* Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, 61.

1923. Cuenot, L. et Mercier, L., *Les muscles du vol chez les mutants alaires des Drosophiles.* C. R. Ac. Sci., 176.

1927. Feuerborn, H. J., *Über die Genese der imaginalen Thoraxmuskulatur und das Tracheensystem von* Psychoda alternate Say. Zool. Anz., 71.

1931 *a.* Geigy, R., *Action de l'ultra-violet sur le pôle germinal dans l'œuf de* Drosophila melanogaster. Rev. suisse Zool., 38.

1931 *b.* —— *Erzeugung rein imaginalen Defekte durch ultra-violette Eibestrahlung bei* Drosophila melanogaster. Roux' Arch., 125.

1944. Hadorn, E. et Graber, H., *Über einen Drosophila-Stamm mit veränderten Spermatheken.* Rev. suisse Zool., 51.

1936. Hendel, F., *Diptera.* Dans Kükenthal, Handbuch der Zoologie. Bd. 4.

1931. Hertweck, H., *Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von* Drosophila melanogaster. Roux' Arch., 125.

1907. Kammerer, P., *Regeneration des Dipterenflügels beim Imago.* Arch. Entw.-mech., 25.

1875/81. Kunckel d'Herculais, J., *Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles.* Paris.

1890/95. Lowne, B. Th., *The anatomy, physiology and development of blow-fly* Calliphora. London.

1925. Lindner, E., *Die Fliegen der palaearktischen Region.* Stuttgart.
1883. Luks, C., *Über die Brustmuskulatur der Insekten.* Jena Z. f. Naturwiss., 16, N. F. 9.
1944. Lüscher, M., *Experimentelle Untersuchungen über die larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte* (Tineola biselliella *Hum.*) Rev. suisse Zool., 51.
1938. Maki, T., *Studies on the thoracic musculature of Insects.* Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku imp. Univ., 24.
1907. Megusar, F., *Die Regeneration der Coleopteren.* Arch. Entw. mech., 25.
1910. —— *Regeneration der Fang-, Schreit- und Sprungbeine bei der Aufzucht von Orthopteren.* Arch. Entw. mech., 29.
1936. Mihalyi, F., *Untersuchungen über Anatomie und Mechanik der Flugorgane an der Stubenfliege.* Arb. ung. biol. Forsch. Inst. Tihany, 8.
1910. Pérez, Ch., *Recherches histologiques sur la métamorphose des muscides* Calliphora erytrocephala *Mg.* Arch. Zool. exp. V[e] s., 4.
1889. van Rees, J., *Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von* Musca vomitoria. Zool. Jhrb. (Anat.), 3.
1932. Rühle, H., *Das larvale Tracheensystem von* Drosophila melanogaster *Meigen und seine Variabilität.* Z. wiss. Zool., 141.
1938. Schultz, H., « *Hemithorax* » *bei* Drosophila melanogaster, *ein Beispiel einer accessorischen Asymetrie.* Roux' Arch., 138.
1909. Snodgrass, R. E., *The thorax of insects and the articulation of the wings.* Proc. U. S. nat. Mus., 36.
1927. —— *Morphology and mechanism of the insect thorax.* Smithsonian misc. Coll., 80.
1935. —— *Principles of insect morphology.* New York.
1940. Stern, C., *The prospective significance of imaginal discs in Drosophila.* Journ. Morph., 67.
1932. Strasburger, M., *Bau, Funktion und Variabilität des Darmtractus von* Drosophila melanogaster *Meig.* Z. wiss. Zool., 140.
1935. Strasburger, E. H., Drosophila melanogaster *Meig. Eine Einführung in den Bau und die Entwicklung.* Berlin, J. Springer.
1921. Sturtevant, A. H., *The North American species of* Drosophila. Publ. Carnegie Inst., Washington, No 301.
1911. von Ubisch, L., *Über die Flügelregeneration beim Schwammspinner*, Lymantria dispar. Arch. Entw. mech., 31.
1904. Voss, F., *Über den Thorax von* Gryllus domesticus. Z. wiss. Zool., 78.
1933. Weber, H., *Lehrbuch der Entomologie.* Jena, G. Fischer.
1864. Weismann, A., *Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen am* Musca vomitoria *und* Sarcophaga carnaria. Z. wiss. Zool., 14.
1943. Zalokar, M., *L'ablation des disques imaginaux chez la larve de Drosophile.* Rev. suisse Zool., 50.

Tome 54, nº 3. — Janvier 1947.

Sur *Gongylidiellum kulczynskii* de Lessert[1] *(Aran. Erigonidæ)*

par

Jacques DENIS

Avec 4 figures dans le texte.

Après l'avoir cité [2] sous le nom de *Gongylidiellum latebricola* (O. P. Cambr.), R. DE LESSERT a décrit [3] *G. kulczynskii* d'après un mâle capturé le 28 mars 1905 ou 1906 sur les bords de l'Arve, près de Gaillard (Haute-Savoie). Il lui a par la suite [4] conservé cette attribution générique que SIMON [5] a contestée en supposant qu'il pourrait peut-être s'agir d'un *Pocadicnemis*. Les descriptions de notre regretté collègue suisse, relativement anciennes, passent malheureusement sous silence un certain nombre de caractères considérés aujourd'hui comme importants par les systématiciens.

Le type de cette Araignée est resté unique et personne ne paraît l'avoir étudiée après DE LESSERT, de sorte qu'il subsiste toujours un doute à l'endroit de la position exacte qu'elle doit occuper dans la classification. Comme il s'agit d'une espèce trouvée sur le territoire français il m'a paru important d'essayer de préciser cette position à l'occasion de ma révision des Erigonides de France et j'ai plaisir avant toute chose à remercier ici M. P. REVILLIOD qui m'a permis de le faire en me communiquant cette Araignée

[1] *Douzième note sur les Erigonides.*
[2] *Revue suisse Zool.*, vol. 15, 1907, p. 111.
[3] *Rev. suisse Zool.*, vol. 17, 1907, p. 82, fig. 5-6.
[4] *Cat. Invertébrés Suisse*, fasc. 3, Araignées, 1910, p. 198, fig. 117-118.
[5] *Arachn. France*, tome VI (2), 1926, p. 490.

conservée dans les collections du Muséum d'histoire naturelle de Genève.

Contrairement à ce que j'attendais j'ai reçu un tube (nº 226) contenant trois Araignées. L'une est un jeune dont il n'y a rien à

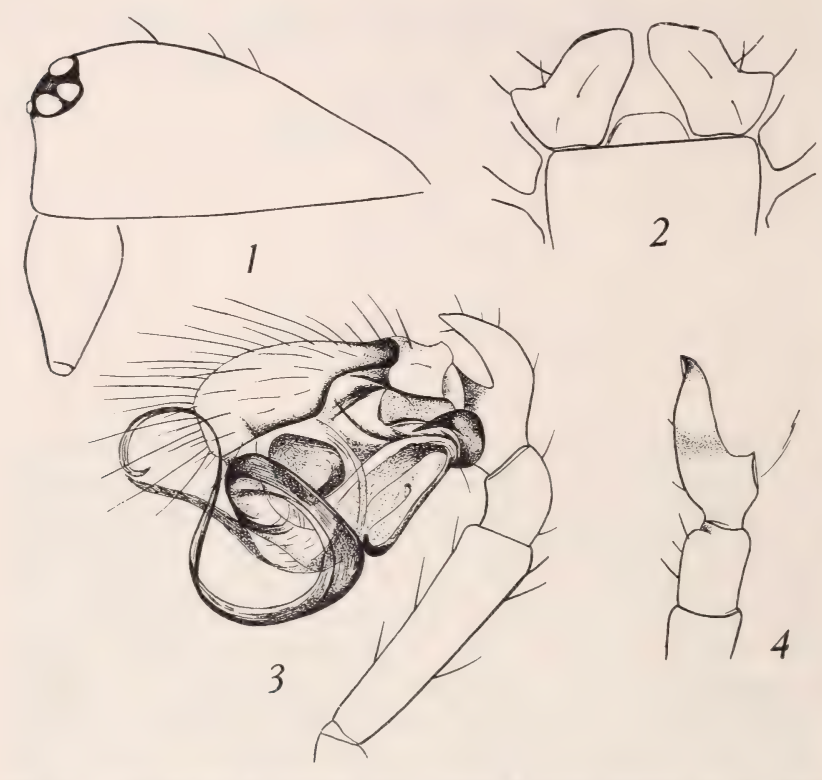


Fig. 1. *Lessertinella kulczynskii* (de Lessert) ♂. Céphalothorax vu de profil. — Fig. 2. *Lessertinella kulczynskii* (de Lessert) ♂. Pièces buccales. — Fig. 3. *Lessertinella kulczynskii* (de Lessert) ♂. Patte-mâchoire gauche de profil par la face externe. — Fig. 4. *Lessertinella kulczynskii* (de Lessert) ♂. Apophyse tibiale de la patte-mâchoire gauche, vue en dessus.

dire. Chose plus extraordinaire puisque de Lessert a clairement spécifié que la femelle de *G. kulczynskii* était inconnue, la seconde est une femelle; il s'agit sans aucun doute possible de *Pocadicnemis pumila* (Blackw.), espèce tout à la fois commune et très répandue, d'ailleurs déjà citée de Gaillard. C'est une curieuse coïncidence de trouver ainsi une femelle appartenant précisément au genre auquel

Simon pensait pouvoir rapporter *G. kulczynskii*, ce n'est qu'une coïncidence.

En effet, chez les *Pocadicnemis* les tibias antérieurs sont armés d'une seule épine supère et tous les métatarses portent un trichobothrie situé vers l'apex. Ces caractères, d'importance secondaire sans doute et ne permettant pas de préciser les affinités, ne se retrouvent pas chez *G. kulczynskii* ainsi que le montre l'étude complète des pattes:

Pattes 4, 1, 2, 3.

Proportions des articles:

$$M_1 : t_1 = 1.206; \; T_1 : M_1 = 1.143.$$

$$M_4 : t_4 = 1.360; \; T_4 : M_4 = 1.353.$$

Deux épines supères aux tibias I et II, une seule aux tibias III et IV, au moins égales au diamètre de l'article, mais pas beaucoup plus longues:

$$e\,T'_1 = 0.125; \; (l : D)\,T'_1 = 1.125.$$

$$e\,T''_1 = 0.725; \; (l : D)\,T''_4 = 1.$$

$$e\,T_4 = 0.217; \; (l : D)\,T_4 = 1.285.$$

Trichobothrie des métatarses I et II situé dans la moitié basale, $tb\ M_1 = 0,\ 300$.

Pas de trichobothrie au métatarse IV.

Pattes médiocrement allongées:

$$(L : D)\,t_1 = 7.250; \; (L : D)\,M_1 = 7.777; \; (L : D)\,T_1 = 5$$

$$(L : D)\,t_4 = 7.142; \; (L : D)\,M_4 = 8.500; \; (L : D)\,T_4 = 6.571.$$

Hanches IV pourvues à leur extrémité postérieure d'une petite dent appartenant à un appareil stridulatoire du type hanche IV-plaque stigmatique.

Les genres de la faune française réunissant les caractères: deux épines supères aux tibias antérieurs, $0.250 < tb\ M_1 < 0.400$, une seule épine supère au tibia IV, pas de trichobothrie au métatarse IV, sont peu nombreux: *Delorrhipis*, *Blaniargus* (auquel je réunis *Nothocyba*), *Lophomma*, *Trichoncus*, *Lessertia* et *Gongylidiellum*. L'espèce décrite par de Lessert ne peut être classée parmi aucun d'eux; c'est encore le dernier qui semblerait le plus

convenable. Notons comme points de ressemblance, outre les caractères chaetotaxiques et l'appareil stridulatoire, la forme du céphalothorax (fig. 1) convexe et sans stries ni impressions; la disposition oculaire et surtout celle de la ligne antérieure, les yeux postérieurs de *G. kulczynskii* sont cependant relativement plus gros, anguleux, disposés en ligne très faiblement récurvée (DE LESSERT la décrit comme presque droite); les lames-maxillaires qui, en plus de deux crins unisériés en plein corps, présentent une granulation piligère au-dessus de l'insertion du trochanter (fig. 2) et dont une portion du bord antérieur est carénée; l'existence d'un second appareil stridulatoire, fréquent chez les Erigonides, constitué par le fémur des pattes-mâchoires et des stries disposées sur la face externe des chélicères. Notons enfin une grande similitude de l'apophyse tibiale (fig. 3-4) avec celle de *Gongylidiellum latebricola*, ce qui explique l'erreur première de DE LESSERT.

Bien que cet ensemble de caractères secondaires rende difficile la séparation de l'espèce de DE LESSERT d'avec les *Gongylidiellum*, la structure de l'organe copulateur dont l'évolution doit en définitive permettre de préciser les affinités réelles, n'autorise pas à les considérer comme congénériques. Assez court et à peine incurvé chez *G. vivum* (O. P. Cambr.) et *G. murcidum* E. Simon, le style s'allonge et devient plus sinueux chez *G. latebricola*, mais il n'atteint jamais, chez les *Gongylidiellum*, l'énorme développement, avec une large spire repliée en *s*, constaté chez *kulczynskii*; son origine, apicale au lieu d'être médiane, est également bien différente. Le paracymbium des *Gongylidiellum* est aussi beaucoup plus volumineux que celui de *kulczynskii*. Nous croyons donc légitime de créer, pour recevoir cette espèce, un genre nouveau: *Lessertinella*.

Encore que la structure du bulbe l'éloigne sans doute possible des *Gongylidiellum*, il convient d'essayer de trouver un caractère distinctif qui soit davantage compatible avec une description claire et soit assez précis pour prendre place dans un tableau de détermination. Les chélicères nous le fourniront. Celles-ci, chez les *Gongylidiellum*, sont assez atténuées avec les dents de la marge supérieure petites et reculées jusqu'à l'angle; la marge inférieure paraît carénée et ses dents sont indistinctes; leur face postérieure présente un calus obtus et leur face antérieure porte un denticule aigu, plus ou moins développé mais toujours net, assez éloigné de la marge supérieure. Il n'existe aucune trace d'un pareil denticule

sur les chélicères de *Lessertinella*; pris en lui-même le fait n'est pas d'importance générique puisque dans certains genres (*Œdothorax*, *Blaniargus*) de telles dents peuvent s'observer ou non; il s'agit ici d'un moyen commode que viennent corroborer les différences de structure de l'organe sexuel. Les chélicères de *Lessertinella kulczynskii* sont plus robustes, sans calus sur la face postérieure, non atténuées avec les marges longuement obliques; la marge supérieure est armée de trois dents assez éloignées de la base du crochet, la première très petite, la troisième assez forte et aiguë; la marge inférieure porte une série granuleuse de quatre dents minuscules.

Tome 54, nº 4. — Janvier 1947.

Ueber die antimitotische Wirkung von Naphthochinon und Phenanthrenchinon auf die Furchung von Tubifex[1]

von

W. HUBER

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern.)

Mit 32 Textabbildungen und 9 Tabellen.

INHALTSANGABE

[1] Mit Unterstützung der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der bernischen Hochschule und der Stiftung Dr. J. de Giacomi der S. N. G.

I. EINLEITUNG

A. **Fragestellung.**

Die Hemmung der Zellteilung durch hochwirksame Substanzen (antimitotische Stoffe[1], LEHMANN 1945 *a*) ist im vergangenen Jahrzehnt an verschiedenen Objekten analysiert worden. Auch das Ei des Süsswasseroligochäten *Tubifex* hat sich für solche Untersuchungen als sehr geeignet erwiesen.

Nachdem die antimitotische Wirkung des Colchicins (LEHMANN und WOKER 1940, LEHMANN 1943, WOKER 1943 und 1944) genauer erfasst und mit den Colchicineffekten bei anderen, sowohl tierischen als auch pflanzlichen Objekten, verglichen war, lag es nahe, die Wirkungsanalyse auf weitere mitosehemmende Stoffe auszudehnen.

1942 hat LEHMANN neben anderen Substanzen einige Chinone mit dem *Tubifex*-Test geprüft und sie als antimitotisch befunden. Drei dieser Chinone wurden in der Folge genauer untersucht: Das 1,4-Benzochinon (LEHMANN 1945 *a*, LEHMANN und HADORN 1946), das 1,4-Naphthochinon und das 9,10-Phenanthrenchinon Die Wirkungsanalyse der beiden letzten Stoffe ist Gegenstand der vorliegenden Arbeit, die ich auf Anregung von Prof. F. E. LEHMANN ausführte.

1,4-Naphthochinon 9,10-Phenanthrenchinon

[1] Im Anschluss an LEHMANN (1945 *a*) verwende ich in dieser Arbeit die folgenden neuen Ausdrücke: 1. Antimitotische Stoffe sind Substanzen, welche die Zellteilung hemmen oder blockieren ohne die Zellen zu töten. 2. Inhibitive Antimitotica sind Stoffe, welche in erster Linie die Beweglichkeit des Zytoplasmas, insbesondere der Zelloberfläche oder Rinde lähmen, ohne dass dabei die Kerne wesentlich geschädigt werden. 3. Destruktive Antimitotica sind Stoffe, welche zusammen mit der irreversiblen Hemmung der Plasmateilung eine mehr oder weniger weitgehende Zerstörung des chromatischen und des achromatischen Kernapparates zur Folge haben.

Die drei genannten Chinone können in einer Reihe mit zunehmender Molekülgrösse angeordnet werden, die mit dem Benzochinon beginnt und über das Naphthochinon zum Phenanthrenchinon führt. Das Colchicinmolekül ist ähnlich gebaut wie das Molekül des Phenanthrenchinons. Die beiden haben verwandte antimitotische Eigenschaften (Huber 1945). Andererseits bewirkt das 1,4-Benzochinon ähnliche Reaktionen wie das 1,4-Naphthochinon (Lehmann 1945 *a*). Es erschien deshalb als gegeben, mit der genannten Stoffreihe zu prüfen, ob sich die antimitotische Wirksamkeit mit der chemischen Konstitution ändert.

Es ist das Ziel dieser Arbeit die Besonderheiten der Naphtho- und der Phenanthrenchinonwirkung festzustellen und sie mit jenen des Colchicins einerseits und des Benzochinons andererseits zu vergleichen. Wie ich gezeigt habe (Huber 1945), gestattet die Wirkungsanalyse der beiden Chinone zudem Einblicke in das Zellteilungsgeschehen. Deshalb sollen an Hand des vorliegenden Versuchsmaterials die bei der Zellteilung wirksamen Faktoren weiter analysiert und ihre Bedeutung für die Physiologie der Zellteilung erörtert werden [1].

B. Methodik.

Für die Untersuchung der behandelten Keime bediente ich mich der von Lehmann ausgearbeiteten Methoden (s. Woker 1944). Ich fixierte und verarbeitete das Versuchsmaterial nach den Angaben von Woker (l. c.) zu Schnittpräparaten. Die Kerne färbte ich mit Hämalaun (5 min.), den Dotter mit angesäuertem Orange G (8 min.) und das Plasma mit angesäuertem Anilinblau (8 min.). Um die Faserstrukturen des Mitoseapparates besser hervorzuheben färbte ich die Schnitte 4—8 Sek. mit angesäuertem Blauschwarz nach.

Die bei den Versuchen verwendeten Chinone wurden von der CIBA in Basel zu Verfügung gestellt. Ich löste jeweils 10 mgr in 2 ccm Aceton

[1] Diese Arbeit entstand in Zoologischen Institut der Universität Bern unter der Leitung von Prof. F. E. Lehmann. Ich möchte meinem verehrten Lehrer für seine stete Anteilnahme, für seine wertvollen Anregungen und Ratschläge herzlich danken.

Auch Herrn Prof. F. Baltzer danke ich für sein Interesse an meiner Arbeit.

Meinen beiden Lehrern danke ich ferner dafür, dass sie es mir ermöglichten, mich neben meinen Assistentenpflichten ausgiebig mit meiner eigenen Arbeit zu beschäftigen.

Ich widme diese Arbeit meiner lieben Mutter Frau Maria Huber-Steiner, die mir unter grossen Opfern das Studium ermöglichte.

und brachte diese Lösung langsam unter Umrühren in 100 ccm glasdestilliertes Wasser. 1 ccm dieser Stammlösung (Konz. 1: 10[4]) verdünnte ich bis zur gewünschten Konzentration mit Lehmann'scher Zuchtlösung. Die mitgelöste Acetonmenge ist auf die Furchungsmitosen ohne Einfluss (Lehmann und Hadorn 1946). Weil die Wirksamkeit älterer Lösungen deutlich geringer war, verwendete ich höchstens 1 Tag alte Lösungen.

Für jede Versuchsserie gebrauchte ich nur Eier eines einzigen Kokons. Die Eier eines Geleges wurden in Gruppen von durchschnittlich drei bis vier Stück aufgeteilt und jede Gruppe in einer Zuchtschale mit 5-10 ccm Chinonlösung gehalten. Eine wesentliche Abnahme der Konzentration ist bei dieser Lösungsmenge während der Versuchsdauer nicht zu befürchten (Lehmann und Hadorn l. c.). Mindestens zwei Keime jedes Geleges wurden als Kontrollen in Zuchtlösung gehalten.

Es wurden bei der Dauerbehandlung die einzelnen Gruppen eines Kokons in verschiedenen Konzentrationsstufen behandelt. Ebenso beliess ich bei der Kurzbehandlung jede Gruppe eines Geleges während einer anderen Zeitdauer in den Lösungen. Dadurch lassen sich die Empfindlichkeitsschwankungen zwischen den einzelnen Gelegen, die bei Kurzbehandlung deutlicher sind als bei Dauerbehandlung, erfassen.

Der Versuchsablauf wurde fortlaufend protokolliert und auffallende Formveränderungen in Skizzen festgehalten.

Die in dieser Arbeit wiedergegebenen Photos habe ich erst nach der Zusammenstellung der Ergebnisse aufgenommen, indem ich einige Versuche wiederholte, die im übrigen nicht ausgewertet sind. Die übrigen Textfiguren sind mit dem Zeichenapparat nach Schnittpräparaten hergestellt und mit Tusche in einheitlicher Technik ausgeführt. Die Vergrösserung bei Detailzeichnungen ergibt sich aus den jeweils beigegebenen Masstäben. Soweit notwendig, werden die zytologischen Störungen mit entsprechenden Normalstadien verglichen.

II. DER EINFLUSS VON NAPHTHO- UND PHENANTHREN-CHINON AUF DIE FURCHUNG BEI DAUERBEHANDLUNG MIT ABGESTUFTEN KONZENTRATIONEN

Vorbemerkungen.

Um die Wirkung des Naphthochinons und des Phenanthrenchinons auf die Furchung des *Tubifex*-Eies zu prüfen, bediente ich mich wie Woker (1944) der Dauerbehandlung und der Kurzbehandlung. Ich verwendete ausschliesslich Keime, die auf dem Stadium der ersten Furchungsmetaphase (Stadium I/6, s. Abb. 2) angelangt waren.

Für die Dauerbehandlung ergeben sich drei Aufgaben:

1. Soll der antimitotische Bereich und dann die gesamte Wirkungsbreite der beiden Stoffe mit abgestuften Konzentrationen festgestellt werden, um die beiden Chinone zunächst rein quantitativ gegeneinander abzugrenzen. Die stark unterschiedlichen Wirkungsbreiten und die verschiedenen Maximalkonzentrationen, bei denen die Colchicin- und die Naphtochinon-Wirkung ihren stärksten Grad erreichen, machten es wahrscheinlich, dass mit diesen Kriterien antimitotische Stoffe, wenigstens teilweise, charakterisiert werden können. Es stellte sich die Frage, ob Unterschiede, sowohl bei den Schwellenkonzentrationen, als auch bei den Wirkungsbreiten mit chemisch verwandten Stoffen, wie den beiden Chinonen, festzustellen sind.

2. Soll die Konzentrationsabhängigkeit der Wirkung genau geprüft werden, um festzustellen, inwiefern sich diese bei Chinonen vom Colchicin unterscheidet.

3. Die unmittelbaren zytologischen Folgen der Chinonwirkung während der ersten zwei Furchungsschritte müssen untersucht werden, um einen ursächlichen Zusammenhang zwischen den äusserlich sichtbaren Effekten, wie Blockierung oder Verlangsamung der Furchung, und den zytologisch nachweisbaren Störungen aufzufinden.

Wie das Colchicin, vermögen auch Naphthochinon und Phenanthrenchinon innerhalb eines bestimmten Konzentrationsbereiches die Furchungsteilungen des *Tubifex*-Keimes zu blockieren. Ferner lässt sich die Konzentration ermitteln, bei der die Entwicklung eben noch normal verläuft. Der Bereich, der einerseits durch die augenblicklich blockierende Konzentration und andererseits durch die nicht mehr störende Minimalkonzentration gegeben ist, kann zur Kennzeichnung der gesamten Wirkungsbreite antimitotischer Stoffe verwendet werden. (Lehmann 1942.) Innerhalb des Wirkungsbereiches treten verschiedene Störungen auf und es fragt sich, wieweit diese konzentrationsabhängig sind.

Woker (1944) hat die Wirkungsbreite des Colchicins bestimmt und gezeigt, dass dieses in einem sehr breiten Konzentrationsintervall (1 : 500 — 1 : 300.000) die Furchungsmitosen des *Tubifex*-Eies beeinflusst. Die Typen, mit denen Woker die Colchicin-Wirkung kennzeichnete, treten streng konzentrationsabhängig auf.

Die Störungen, mit denen die Colchicin-Wirkung charakterisiert werden kann, reichen nicht aus, um die Chinon-Wirkung vollständig zu erfassen. Während die Keime auch bei stärkster Colchicin-Konzentration nur in seltenen Fällen als Einzeller blockiert werden, ist der Stop auf dem Stadium des Einzellers für die Chinon-Wirkung typisch. Weiter ist die zytolytische Wirkung des Colchicins unbedeutend, sodass sie vernachlässigt werden kann. Bei den untersuchten Chinonen dagegen ist die Zytolyse innerhalb 24 Stunden für ganze Konzentrationsstufen charakteristisch. Diese Tatsachen müssen berücksichtigt werden, wenn die Chinon-Wirkung richtig beschrieben werden soll.

Für die Bestimmung der Wirkungsbreite und die Abgrenzung der verschiedenen Störungsbereiche bediente ich mich daher der folgenden Kriterien:

a) Antimitotischer Bereich.

1. St_I Die Keime werden als Einzeller blockiert.
2. St_{II} Der Stop erfolgt als 2—4-Zeller.
3. St_{IV-X} Blockierung innerhalb der ersten 24 Stunden nach Behandlungsbeginn. Es werden maximal 10 Zellen abgeschnürt. Das Furchungsmuster ist atypisch.

b) Anormogenetischer Bereich (s. Lehmann 1945 *a*).

4. Bl. Atypische Entwickung ohne Embryobildung (mehr als 10 Zellen = „Blastula").

c) Normalentwicklung.

5. No. Normale Furchung und Embryobildung (s. WOKER 1944, Abb. 16).

d) Zytolyse.

6. Zy. Die Keime zytolysieren innert 24 Stunden.

Wir können die verschiedenen Bereiche sowie die gesamte Wirkungsbreite durch die Quotienten derjenigen Konzentrationen bestimmen, welche die einzelnen Bereiche begrenzen (LEHMANN und HADORN 1946). Einem Bereich gehören alle jene Konzentrationsstufen an, in denen die Mehrzahl der Keime in der oben definierten Weise blockiert wird oder atypisch furcht. In der Folge werden nur die Quotienten für den antimitotischen und den anormogenetischen Bereich, sowie für die gesamte Wirkungsbreite angegeben.

A. **Versuche mit Naphthochinon** [1].

1. *Die Wirkungsbreite.*

Zur Ermittlung der Wirkungsbreite wurden 18 Versuchsserien mit insgesamt 143 Keimen und 54 Kontrollen angesetzt und 2—6 Tage beobachtet. Von den Kontrollen furchten 9 (= 17 ± 5 %) abnorm.

[1] Naphthochinon wird im folgenden abgekürzt mit Nachi, Phenanthrenchinon mit Phechi und Colchicin mit Colch bezeichnet.

Die Versuche erstreckten sich in 17 Stufen über einen Konzentrationsbereich von 1 : 2 M — 1 : 60 M [1]. Die mittleren, wichtigeren Stufen (1 : 8 M — 1 : 20 M) sind stärker besetzt als die übrigen. Um ein möglichst ausgeglichenes Bild zu erhalten, wurden die Keime eines Kokons in Gruppen von durchschnittlich 3—4 Stück aufgeteilt und jede Gruppe mit einer andern Konzentration behandelt. Gleichwohl zeigten sich oft erhebliche Schwankungen innerhalb einer Konzentrationsstufe.

Sie sind zweifellos zum Teil durch die kleinen Keimzahlen bedingt, zu einem andern und wesentlichen Teil jedoch darin begründet, dass die individuellen Reaktionen auf Nachi viel variabler sind, als auf Colch. Wenn diese Empfindlichkeitsschwankungen auch nicht scharf gefasst werden können, so äussern sie sich doch dadurch, dass sich die einzelnen Schädigungsbereiche stark überlagern (Abb. 1).

Die gesamte Wirkungsbreite ist, verglichen mit derjenigen von Colch, sehr klein. Sie erstreckt sich über den Konzentrationsbereich von 1 : 3 M — 1 : 40 M. Die verwertbare Maximal-Konzentration ist, wie schon bemerkt wurde, durch den Bereich der Zytolyse begrenzt. Neben der geringen Wirkungsbreite, die bei allen niedrigen Chinonen und Hydrochinonen gefunden wird (Lehmann 1942), ist die Ueberlagerung der einzelnen schmalen Wirkungsbereiche bezeichnend (Abb. 1). So ist es zweckmässig, die Konzentrationsbereiche nur durch die Typen zu charakterisieren, die dort am häufigsten (über 50%) auftreten.

Der antimitotische Bereich liegt zwischen 1 : 3 M und 1 : 9 M. Seine Breite ist durch den Quotienten der Konzentrationen gegeben, die ihn begrenzen. Für Nachi beträgt er 3. Besonders bemerkenswert ist ferner die geringe Ausdehnung des Bereichs von gestörten Keimen („Blastulae“), die nur in zwei Stufen (1 : 10 M und 1 : 17 M) den 50%-Wert erreichen, ferner die Seltenheit der Zytolyse innerhalb des Wirkungsbereiches und das frühe Auftreten von ungeschädigten Keimen bei Konzentrationen, die andere Keime noch beeinflussen können. Dies erlaubt uns auszusagen, dass Nachi relativ wenig toxisch ist. Es ist wesentlich weniger zytolytisch als Benzochinon (Lehmann und Hadorn 1946) und weniger anormogenetisch als das Colch.

[1] 60 M bedeutet 60 Millionen.

Somit ergeben sich gegenüber Colch wesentliche Unterschiede im Wirkungsbild. Bei diesem sind die einzelnen Schädigungsbereiche sehr breit und relativ scharf gegeneinander abgesetzt (WOKER 1944). Der Quotient des antimitotischen Bereichs beträgt für Colch rund 20, des anormogenetischen Bereichs ebenfalls rund 20. Für

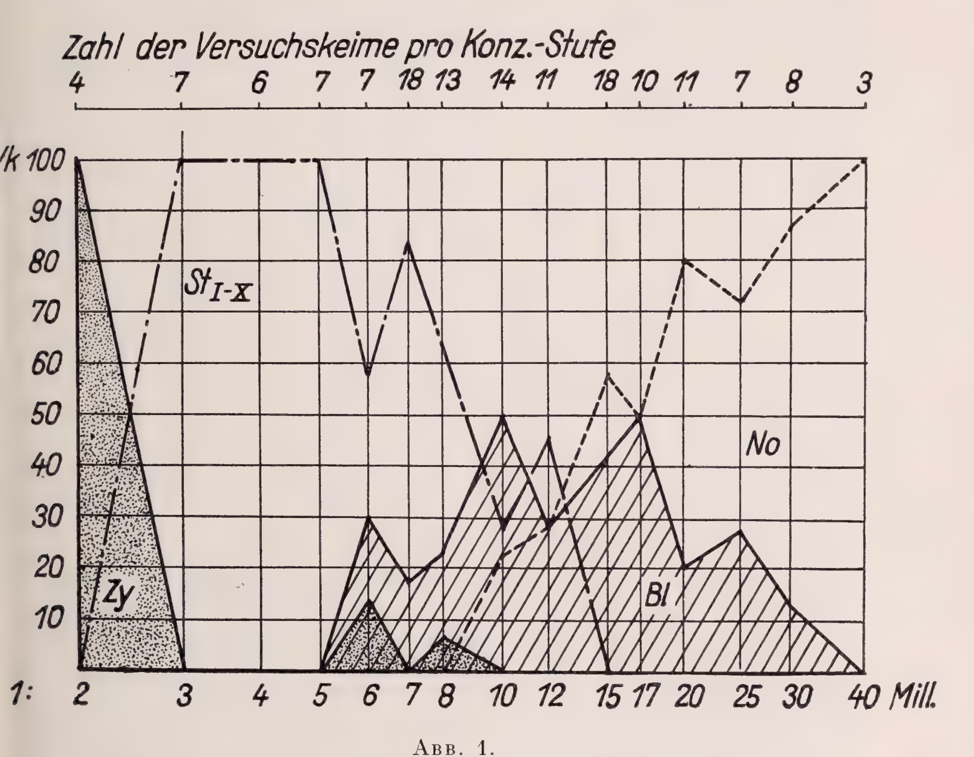


ABB. 1.

Darstellung der Wirkungsbreite des Naphthochinons auf Grund der Entwicklungsleistung der Keime in Abhängigkeit von der Konzentration. Auf der Abszisse sind die Konzentrationsstufen, auf der Ordinate die Zahl der Versuchskeime, nach Entwicklungsstufen geordnet, in % abgetragen. Die absoluten Keimzahlen finden sich auf der Horizontalen über dem Kurvenbild. (Erklärung der Abkürzungen siehe S. 67.)

Nachi sind die entsprechenden Werte 3 und 2. Während Colch die Keime des Stadiums I/6 (s. Abb. 2) als 2-Zeller blockiert, werden sie von Nachi schon als Einzeller gestoppt. Diese Unterschiede in der Wirkung von Colch und Nachi sollen im folgenden Abschnitt noch genauer dargestellt werden.

2. *Charakteristische Stadien der Furchungshemmung.*

Wie wir gesehen haben, ist die Entwicklungsleistung der mit Nachi behandelten Keime deutlich konzentrationsabhängig. Besonders interessant sind die Keime aus dem antimitotischen Bereich, bei denen die Zellteilung spätestens auf dem 4-Zellenstadium eingestellt wird. Nachi vermag die Furchung entweder sofort oder während der Abschnürung der AB-Zelle (s. Abb. 3) zu blockieren. Weiter kann die Entwicklung auf dem Zweizellenstadium eingestellt werden. Die genannten Hemmungstypen sind in der Abb. 1 der bessern Uebersicht wegen in der Kategorie „St_{I-X}" eingeoordnet. Die Gruppe dieser blockierten Keime soll nun genauer untersucht und mit der Furchungshemmung, wie sie bei Colch-Behandlung auftritt, verglichen werden.

Zu diesem Zwecke verbrachte ich Keime in einer zweiten Versuchsserie auf dem Metaphasestadium des Einzellers (I/6) in die antimitotisch wirksamen Konzentrationsstufen und beobachtete sie solange, bis die Kontrollen den zweiten Furchungszyklus abgeschlossen, d. h. das Stadium des beginnenden 3- oder 4-Zellers (II/7-IV) erreicht hatten. Dann wurden Versuchskeime und Kontrollen gleichzeitig konserviert. Um auch Störungen, die an der ersten Furchungsspindel auftraten, erfassen zu können, fixierte ich einzelne Serien entsprechend früher. Wie bei der ersten Versuchsreihe wurden die Keime eines Kokons in Gruppen von durchschnittlich 3—4 Stück aufgeteilt und jede Gruppe mit einer andern Konzentration behandelt.

Das Resultat weicht in wesentlichen Punkten von dem bei Colch-Behandlung erhaltenen ab. Schon ein Vergleich der aufgetretenen Hemmungstypen lässt die Unterschiede deutlich erkennen. Bei Nachi-Behandlung erhielt ich nach etwa 4-stündiger Behandlungdauer:

a) Keime, die als Einzeller blockiert wurden (Rubrik St_I, Tab. I). Sie treten nach Colch-Behandlung nicht auf, wenn die Keime ebenfalls im Stadium I/6 in die Lösung gebracht wurden.

b) Einen völlig neuen und bisher beim *Tubifex*-Keim nie beobachteten Hemmungstyp: die unvollständigen 2-Zeller (Rubrik $St_{I'}$, Tab. I). Keime also, die zur ersten Furchungsteilung ansetzten und mit einer unvollständig abgeschnürten AB-Zelle stehen blieben.

c) Keime, die als Zweizeller entweder sofort nach der Abschnürung der AB-Zelle blockiert wurden, oder die in der Vorbereitungsphase zur zweiten Furchungsteilung stehen blieben (Rubrik II, Tab. I). Sie sind auch nach Colch- und nach Phechi-Behandlung häufig.

Tabelle I.

Uebersicht über das Versuchsmaterial der zweiten Versuchs-Reihe (Nachi-Behandlung).

Konzentration Nachi	Absolute Zahlen			Prozentzahlen			
	Anzahl Serien	Anzahl Versuchskeime	Anzahl Kontrollen	St_I	$St_{I'}$	II	III
1: 2 M	5	37	26	59	—	41	—
1: 3 M	2	23	12	30	30	40	—
1: 3,5 M	1	14	6	36	36	28	—
1: 4 M	3	19	10	11	21	57	11
1: 5 M	2	22	10	5	18	77	—
1: 6 M	9	68	39	26	12	60	2
1: 7 M	8	74	37	9	5	78	8
1: 9 M	1	17	4	6	—	59	35
1: 12 M	7	43	17	16	2	16	66
1: 15 M	4	30	10	—	—	—	100

Auf der Abszisse ist die Entwicklungsleistung nach 4—5 Stunden abgetragen. Behandlungsbeginn im Stadium I/6. Auf der Ordinate sind die Konzentrationsstufen angegeben. Der Konzentrationsbereich, in dem eine Entwicklungsstufe prozentual am stärksten vertreten ist, ist eingerahmt. Dadurch kommt ein kurvenartiges Bild zustande, das die Konzentrationsabhängigkeit der Entwicklungsleistung deutlich zeigt (vgl. Fussnote; M = Million, übrige Abkürzungen siehe Text).

Das Versuchsmaterial ist auf Grund der gegebenen Klassierung in der Tabelle I zusammengestellt. Sie zeigt, dass die blockierten Einzeller und die unvollständigen Zweizeller hauptsächlich bei starken Konzentrationen vorkommen und dass die Keime bei schwächer werdender Konzentration in immer grösserer Zahl das Zwei- und das Dreizellenstadium erreichen [1]. Noch deutlicher ist

[1] In der Rubrik II sind Keime vereinigt, die tatsächlich blockiert sind und solche, die ich in der Endphase des 2. Zyklus konservierte. Besonders bei schwachen Konzentrationen hätten wohl einige verspätet noch die dritte Zelle abgeschnürt. Vgl. Fussnote S. 88.

die Konzentrationsabhängigkeit der Furchungshemmung in der Abb. 2 zu erkennen (Erörterungen s. S. 74): In der *Gruppe I/6* (Konz. 1 : 2 M — 1 : 3,5 M) blieben die meisten Keime als Einzeller oder als unvollständige Zweizeller stehen. Die zytologische Analyse wird zeigen, dass die Zellteilung aus zwei verschiedenen Gründen unterbleiben kann. Bei einem Teil der Keime wurde die Mitose in der Metaphase blockiert, wobei die Plasmateilung gar nicht angeregt wurde. Bei andern Keimen, die schliesslich ebenfalls als Einzeller oder als unvollständige Zweizeller stehen blieben, lief die Kernteilung normal ab, doch setzten die Keime erfolglos zur ersten Furchung an. Sie vermochten entweder gar keine oder nur eine unvollständige Furche zu bilden (s. S. 85 ff.). Somit kann zwar eine Plasmateilung angeregt werden, aber damit ist ihr vollständiger Ablauf noch nicht gewährleistet. Wäre die Furchung mit der Anregung schon in ihrem ganzen Ablauf bestimmt, so bliebe unverständlich, weshalb unvollständige Zweizeller entstehen. Nachi kann offenbar die Furchung direkt hemmen, indem es die Oberflächenunruhe stark beeinträchtigt (ich werde auf diese Tatsache noch mehrfach zurückkommen). Die Minderzahl der Keime, vor allem solcher, deren Behandlung erst spät begann (s. S. 73), erreichte das Zweizellenstadium und wurde hier blockiert.

In der *Gruppe II* (Konz. 1 : 4 M — 1 : 7 M) sind die Keime, die mit gehemmter Oberflächenunruhe in den zweiten Furchungszyklus eintraten, am häufigsten. In der Gruppe III endlich (Konz. 1 : 9 M — 1 : 15 M), wurden die behandelten Keime nur ausnahmsweise als Einzeller blockiert. Ein Stop in der Interphase des 1. Zyklus (II/5) ist selten. Fast alle Keime, die das Zweizellenstadium erreichten, verformten sich synchron mit den Kontrollen bis zum Stadium II/6. Hier wurden sie meist gehemmt. Erst bei der Konzentration 1 : 15 M blieb die Mehrzahl der Keime gegenüber den Kontrollen bis zum Stadium II/7 nicht zurück.

Die Tatsache, dass Nachi im Gegensatz zum Colch bei starken Konzentrationen schon einen F u r c h u n g s s t o p a u f d e m E i n z e l l e n s t a d i u m bewirken kann, zeigt, dass Nachi rascher wirkt. Wie LEHMANN und HADORN (1946) nachgewiesen haben, dringt das Colch im Stadium I/6 überhaupt nicht in die Keime ein. Dagegen kann Nachi, wie die zytologische Untersuchung ergeben hat, den Teilungsapparat relativ rasch blockieren (s. S. 82). Ebenso ist d i e H ä u f i g k e i t d e r

unvollständigen Zweizeller bezeichnend für die Nachi-Wirkung. Sie treten selten nach Phechi- und überhaupt nie nach Colch-Behandlung auf. Als vorläufigen Befund, der uns noch eingehend beschäftigen wird, halten wir fest, dass Nachi den Furchungsablauf stark verzögern kann.

3. *Die Rolle des Behandlungsbeginns im antimitotischen Bereich.*

Die Tabelle I zeigt, dass unvollständige Zweizeller bei den Konz. 1 : 3 M, 1 : 3,5 M, 1 : 4 M, 1 : 5 M und 1 : 6 M in grösserer Zahl vorkommen, während sie bei der Stufe 1 : 2 M nicht aufreten. Es stellt sich die Frage, ob sich dieses Fehlen erklären lässt.

In der Tat hat sich gezeigt, dass die Mitosephase der Keime beim Behandlungsbeginn darüber entscheidet, ob der Stop auf dem Einzellenstadium schon möglich ist, oder ob die AB-Zelle noch abgeschnürt werden kann. Begann ich die Behandlung mit der Konz. 1 : 2 M im frühen Stadium I/6 (Prophase), so wurden 100% der Keime als Einzeller blockiert. Fiel dagegen der Behandlungsbeginn auf das späte Stadium I/6 oder auf das Stadium II/1 (Telophase), Keime schwach eckig, erster Anlauf zur Furchung), so erreichten von 15 Versuchskeimen 14 das Zweizellenstadium und nur einer blieb einzellig (Tab. II).

TABELLE II.

Die Abhängigkeit der Entwicklungsleistung von der Mitosephase bei Behandlungsbeginn.

	Anzahl Serien	Anzahl Versuchskeime	Behandlungsbeginn	Stop I	Stop II
Gruppe 1	3	15	I/6 spät	1	14
Gruppe 2	2	22	I/6 früh	22	0

Konzentration 1: 2 M. I/6 spät = Telophase, I/6 früh = Prophase.

Der gleiche Effekt tritt auch bei Colch-Behandlung der Eier von *Arbacia* (NEBEL, WILBUR, BEAMS and EVANS) und von *Rana* (KEPPEL and DAWSON, zitiert nach WOKER 1944) auf.

Bei sehr frühem Behandlungsbeginn verhindert Nachi, dass die Furchung angeregt wird (s. S. 84). Bei sehr spätem Behandlungs-

beginn wird die zweite Zelle vermutlich deshalb noch abgeschnürt, weil Nachi erst nach einer bestimmten Latenzzeit voll wirksam wird.

4. *Die Phasenspezifität in der Verlangsamung oder in der Blockierung der Furchung.*

Der verzögerte Furchungsablauf unter stofflichem Einfluss wurde schon mehrfach beschrieben. Vor allem in den Arbeiten v. Moellendorff's wird die Dehnung einzelner Teilungsphasen und die Verlängerung der Teilungszyklen als Kriterium verwendet, um antimitotische Stoffe zu charakterisieren. Wie Woker am *Tubifex*-Keim und Meier und Allgoewer (1945) an Gewebskulturen gefunden haben, bremst Colch den Furchungsblauf nicht. Durch Nachi dagegen, das wohl zu den Stoffen der „Chinon-Gruppe" der letztgenannten Autoren gerechnet werden darf, wird die Oberflächenunruhe bei der Zellteilung gehemmt. Auch bei den rasch wirkenden Nachi-Lösungen habe ich vielfach beobachtet, dass die Entwicklung nicht augenblicklich stillgelegt wurde, sondern eine zeitlang verlangsamt weiterlief. D e r s t a r k g e h e m m t e F u r c h u n g s a b l a u f i s t k e n n z e i c h n e n d f ü r d i e N a c h i - W i r k u n g. Es fragt sich nun, ob die Furchungsverzögerung konzentrationsabhängig ist und bis zu welcher Minimalkonzentration sie beobachtet werden kann. Weiter muss festgestellt werden, ob die Furchung in bestimmten Phasen verlangsamt und blockiert wird. Endlich soll versucht werden, zwischen dem Ausmass der Furchungsverzögerung und den auf Abb. 1 dargestellten Entwicklungsleistungen Korrelationen aufzufinden.

Für die Lösung der gestellten Fragen verwendete ich sämtliche Versuchskeime der zweiten Reihe (s. S. 70), deren zugehörige Kontrollen nicht vor dem Stadium II/7 fixiert wurden (Abb. 2). Wenn die Kontrollen dieses Stadium erreicht hatten, registrierte ich das Entwicklungsstadium jedes einzelnen Versuchskeimes derselben Serie. Die gleich stark verzögerten Keime jeder Konzentrationsstufe wurden zusammengezählt und in der Abb. 2 als Kreisflächen mit dem Durchmesser $d = \sqrt{N\%}$ eingetragen.

Betrachtet man die Abb. 2 in horizontaler Richtung, so erscheinen von links nach rechts Gruppen von Keimen, mit abnehmender Entwicklungshemmung. In der ersten Gruppe sind alle

Keime vereinigt, die als Einzeller stehen blieben. Die zweite Gruppe umfasst jene Keime, die während 4 Stunden entweder bis zur unvollständigen Abschnürung der AB-Zelle oder bis zum frühen

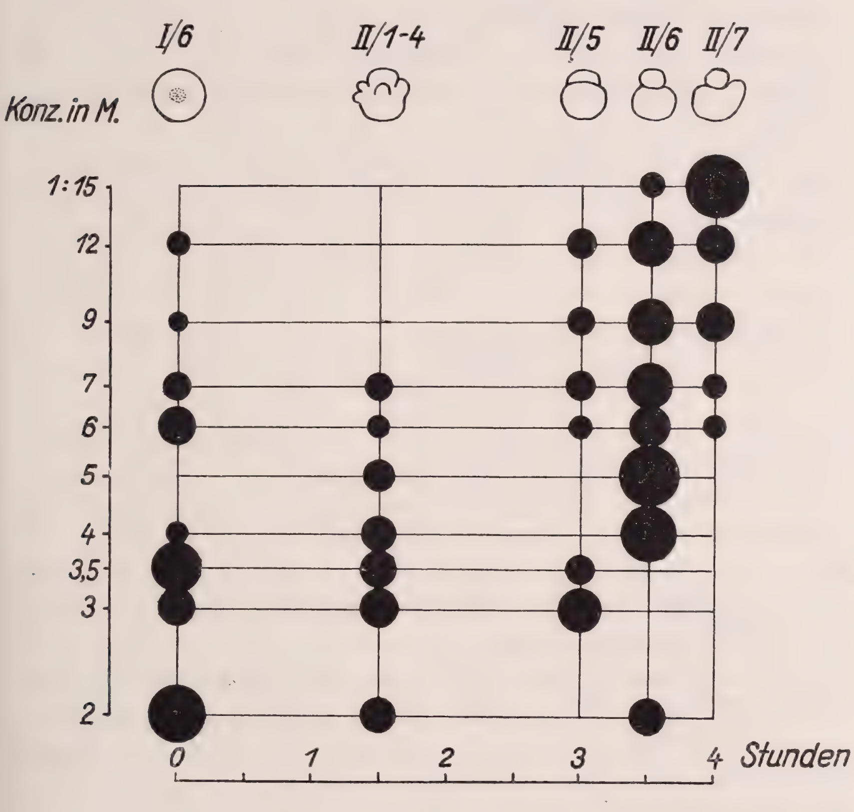


ABB. 2.

Die Wirkung von Naphthochinon auf die Furchung im ersten und zweiten Zyklus.

Auf der Abszisse ist der normale Furchungsablauf mit einer Zeitskala versehen dargestellt. Auf der Ordinate sind die Konzentrationsstufen logarithmisch abgetragen. Die schwarzen Kreise geben die Zahl der Versuchskeime in % pro Konz.-Stufe auf dem Entwicklungsstadium an, das sie 4 Stunden nach Behandlungsbeginn erreicht hatten. $d = \sqrt{N \%}$. (Nähere Erläuterungen siehe Text.)

Zweizellen-Stadium gelangten. (II/1—4). Sie setzten also mit s t a r k e r V e r z ö g e r u n g zur Furchung an und vermochten diese entweder nicht zu beenden oder die AB-Zelle konnte eben noch abgeschnürt werden. Im letzteren Fall wurden die Keime

in der frühen Interphase (II/4) blockiert. Die Keime der dritten Gruppe (II/5) wurden im frühen Zweizellenstadium gestoppt oder sie erreichten mit mässiger Verzögerung die Prophase der zweiten Teilung, wo sie stehen blieben. Die Keime der vierten Gruppe endlich traten in den zweiten Teilungszyklus ein, erreichten aber in 4 Stunden höchstens das Stadium II/6 (Metaphase-Anaphase). Hier erfolgte meist der Entwicklungsstillstand.

Zwischen den Stufen der Furchungsverzögerung und den in Abb. 1 dargestellten Entwicklungsleistungen können Beziehungen nachgewiesen werden. Wenn die Kontrollen das Stadium II/7 erreicht haben, so sind alle zugehörigen Versuchskeime der ersten Gruppe endgültig blockiert. Das Gleiche gilt auch für die Keime der zweiten und der dritten Gruppe. Die Keime der vierten Gruppe furchen meist mit atypischem Zellmuster weiter. Innerhalb 24 Stunden werden 2-10 Zellen gebildet. Die bis zum Stadium II/7 synchron mit den Kontrollen furchenden Keime endlich, werden zu „Blastulae" oder zu normalen Würmern. Hier zeigt sich also, dass Keime, bei denen der zweite Furchungszyklus ungestört abläuft, nicht unbedingt Embryonen bilden. Es bleibt zu untersuchen, ob bestimmte zytologische Störungen diese Erscheinung verständlich machen können.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Furchung nicht in allen Stadien gleich häufig blockiert wird. Im ganzen betrachtet, ist die Blockierung phasenspezifisch. Entweder bleiben die Keime auf dem Stadium I/6-II/4, also während der Abschnürung der AB-Zelle, oder dann im Stadium II/5-II/6, d. h. in der Vorbereitungsphase der zweiten Furchung stehen. Die Blockierung erfolgt demnach im zweiten Zyklus in einer frühern Phase als im ersten. Unvollständig abgeschnürte C-Zellen, die unvollständig abgeschnürten AB-Zellen entsprechen würden, konnte ich nie beobachten. Diese Verschiedenheit hat ihren Grund wohl darin, dass der Behandlungsbeginn in eine Phase fällt, in der die Prozesse, welche die Furchung auslösen und steuern (Tätigkeit von Fermentsystemen ?), schon in vollem Gange sind. Der Befund, wonach bei spätem Behandlungsbeginn die Furchung nicht mehr aufgehalten werden kann (s. S. 73), weist in dieser Richtung. Im zweiten Zyklus hingegen, sind die Nachi-Lösungen schon von allem Anfang

an zugegen, was die Blockierung in einer frühern Furchungsphase verständlich machen dürfte. Die Furchung wird nicht unvermittelt eingestellt. Die Blockierung wird vielmehr durch eine Phase eingeleitet, in welcher sie verzögert abläuft. Der Grad der Verzögerung ist deutlich konzentrationsabhängig. Zwischen ihm und der Entwicklungsleistung sind Beziehungen vorhanden, indem stärker gehemmte Keime ihre Entwicklung im ersten oder im zweiten Zyklus einstellen, wenig zurückgebliebene dagegen noch einige Zeit weiter furchen können. Keime schliesslich, die bis zum Stadium II/7 synchron mit den Kontrollen furchen, teilen sich auch weiterhin und entwickeln sich in günstigen Fällen zu normalen Embryonen.

5. *Der Störungsverlauf der mitotischen Eirindentätigkeit bei verschiedenen Hemmungstypen.*

In den Abschnitten 2, 3 und 4 habe ich die Blockierung und die verzögerte Furchung durch Nachi dargestellt und dabei nur die allgemeinen Typen der Furchungshemmung in ihren Endphasen beschrieben, ohne den Ablauf der gestörten mitotischen Prozesse zu berücksichtigen. An der normalen Furchung sind verschiedene Systeme beteiligt: die Eirinde, das Endoplasma, die Spindel, die Asteren und der Kern. Ihre Leistungen greifen normalerweise harmonisch ineinander. Es fragt sich nun, ob die Leistungen einzelner dieser Systeme durch Nachi behindert oder aufgehoben werden können, während andere unbeeinflusst bleiben.

Schon die Lebendbeobachtung liess erkennen, dass die Tätigkeit der Eirinde sehr stark gestört werden konnte. Normalerweise läuft am Ende des ersten Furchungszyklus eine sehr charakteristische Oberflächenunruhe ab, die erst nach der Abschnürung der AB-Zelle zur Ruhe kommt (Woker 1944, Huber 1946). Bei den behandelten Keimen fand ich alle Stufen von völlig unterdrückter, stark gestörter bis zu normaler Oberflächentätigkeit. Diese Stufen verteilen sich wie folgt auf die Hemmungsgruppen der Tabelle I:

a) *Hemmungsstufen der blockierten Einzeller.*

Bei der starken Konzentration 1:2 M wurde die Entwicklung sofort eingestellt. Die Keime zeigten keine Oberflächenunruhe (21 Fälle = 30%). Bei etwas schwächerer Hemmung wurden die Keime „eckig" Mit abnehmender Störung kam es zur Vorwölbung einer AB-Zelle,

ohne dass Protuberanzen gebildet wurden (Stadium II/1—II/2 der normalen Furchung; 33 Fälle = 47%). Bei mittleren Konzentrationen (1 : 3,5 M — 1 : 6 M) bildeten sich mehr oder weniger normale Protube-

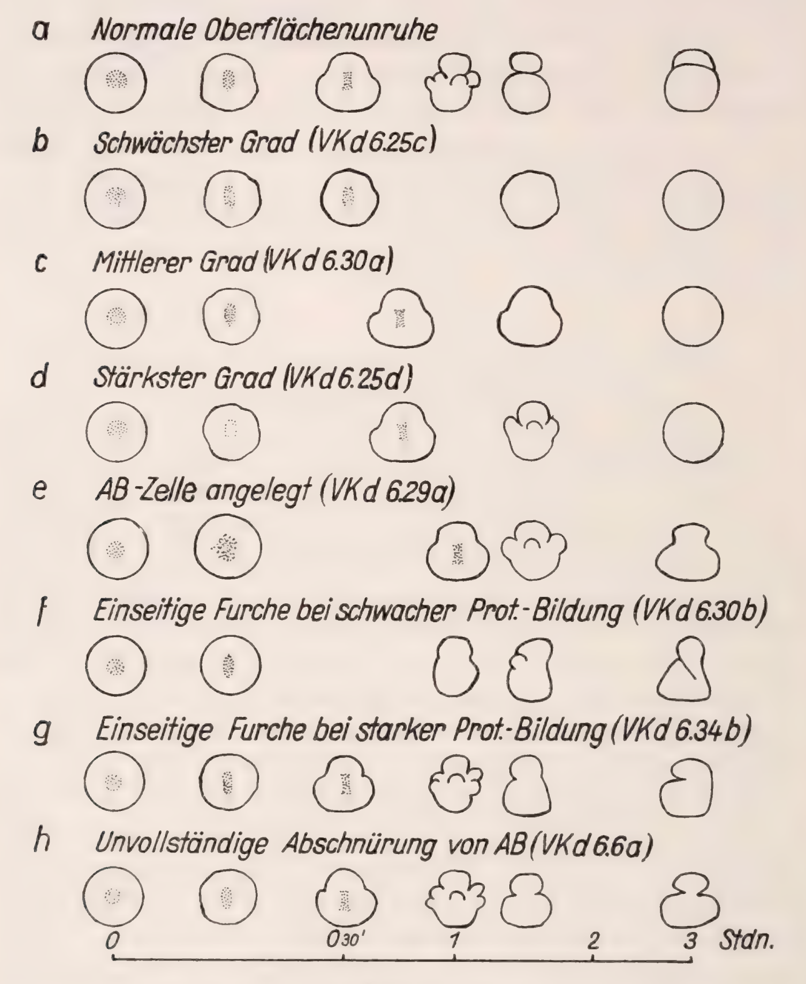


Abb. 3.

Hemmungsstufen der Oberflächenunruhe von Versuchskeimen, bei denen die Furchung unterblieb (*b-d*) und von solchen, die eine AB-Zelle anlegten oder unvollständig abschnürten (*e-h*). Protokollbeispiele.

ranzen, ohne dass eine AB-Zelle abgeschnürt wurde. (16 Fälle = 23%.) Die Oberflächenunruhe setzte zu gleicher Zeit ein, wie bei den Kontrollen, sie dauerte aber immer länger an als bei diesen. Die Protuberanzen verschwanden in der Regel erst, als die Kontrollen das Sta-

dium II/5 erreicht hatten. Die Keime nahmen entweder wieder die Gestalt des Einzellers an, oder sie wurden zu langgestreckten Rotationsellipsoiden. Sie konnten, ohne weitere Bewegungen zu zeigen, tagelang am Leben bleiben. In der Abb. 3 sind die beschriebenen Hemmungsstufen durch Protokollbeispiele belegt.

b) *Hemmungsstufen der unvollständigen Zweizeller.*

Die Keime, welche schliesslich als unvollständige Zweizeller stehen blieben, liefen immer mit Protuberanzenbildung zur Furchung an. Bei 18 Keimen war sie gehemmt und verlangsamt und bei 15 Keimen lief sie weitgehend normal ab (Abb. 3). War die Oberflächenunruhe schwach, so entstanden Keime mit vorgewölbter AB-Zelle oder mit ±

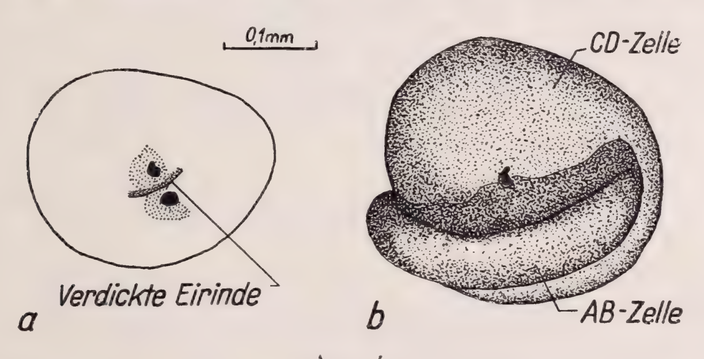


ABB. 4.

Unvollständiger Zweizeller mit teilweise inverser AB-Zelle.
a) Schnittbild. Zwischen den beiden Ruhekernen ist eine Partie der verdickten Zellrinde sichtbar (Nachi *d* I/6 Vk, 39 a_1 3,5) [1].
b) Plastische Rekonstruktion des gleichen Keimes. Die CD-Zelle ist durchsichtig gedacht, sodass die invertierte AB-Zelle in ihrer ganzen Ausdehnung sichtbar wird.

tiefer, einseitiger Furche. Wurde die Protuberanzenbildung nicht oder nur schwach gehemmt, entstanden ebenfalls Keime, mit einseitiger Furche, oder solche mit symmetrischer, jedoch unvollständig eingeschnürter Furche.

Die Ausbildung der Furche ist also nicht streng mit dem Grad der Oberflächentätigkeit korreliert. 10 Keime (32%) liessen, nachdem die Protuberanzen verschwunden waren, keine AB-Zellanlage erkennen. Erst die zytologische Untersuchung zeigte, dass ein bisher unbekannter Störungstyp entstanden war. Ich fand nämlich bei diesen scheinbar einzelligen Keimen unvollständig abgeschnürte AB-Zellen, die in die CD-Zellen eingesenkt und von diesen ganz oder teilweise umschlossen waren. Die Abb. 4*a* und *b* geben einen Keim mit teilweise *inverser AB-Zelle* wieder.

---

[1] Die letzte Zahl in der Klammer gibt die Konzentration an (1 : 3,5 M).

Die abgeschwächte Oberflächenunruhe und ihr verlangsamter Ablauf sind typisch für die Nachi-Wirkung. Bei Phechi-Behandlung sind diese Erscheinungen nur andeutungsweise zu beobachten und bei Colch-Behandlung fehlen sie vollständig.

c) *Die Blockierung in der Interphase des ersten Zyklus.*

Von den unvollständigen Zweizellern, die bei normaler Protuberanzenbildung eine symmetrische Furche bildeten, ist nur ein kleiner Schritt zu den Zweizellern, welche die erste Furchung noch beenden konnten, dann jedoch blockiert wurden (s. S. 88 und Tab. III). Sie blieben tagelang am Leben ohne weiterhin Oberflächenunruhe zu zeigen. Auch bei Phechi-Behandlung können die Keime in der Interphase blockiert werden. Mit Colch behandelte Keime deformieren sich dagegen auch dann noch synchron mit den Kontrollen, wenn sie nicht mehr fähig sind, den zweiten Mitoseapparat aufzubauen (Woker 1944).

d) *Hemmungsstufen der Zweizeller, die in den zweiten Zyklus eintraten.*

60% der Zweizeller (Rubrik II von Tabelle I) liefen gleichzeitig wie die Kontrollen zur zweiten Furchung an. Die Oberflächenunruhe setzte rechtzeitig ein, die asymmetrische Deformation der CD-Zelle wurde vom Stadium II/6 an zunehmend gehemmt (s. Abb. 2). Die Kontrollen erreichten während der Versuchsdauer das Drei-Vierzellen-Stadium,



Abb. 5.

Rechts Versuchskeim, dessen CD-Zelle sich nicht verformen kann (Konz. 1:7 M). Der zugehörige Kontrollkeim hat das Dreizellenstadium erreicht.

während die Versuchskeime höchstens bis zum Stadium II/7 gelangten, wo sie blockiert wurden (Abb. 5). Bei sehr schwacher Störung konnte mit einer Verzögerung von 1—2 Furchungszyklen noch eine C-Zelle abgeschnürt werden. So entstandene Dreizeller vermochten keine vierte Zelle mehr zu bilden. Die folgenden Protokollbeispiele (Abb. 6) illustrieren die Verhältnisse. Die Deformation der CD-Zelle wird mit abnehmender Konzentration immer weniger gestört. Bei 1: 15 M wird die C-Zelle normal abgeschnürt.

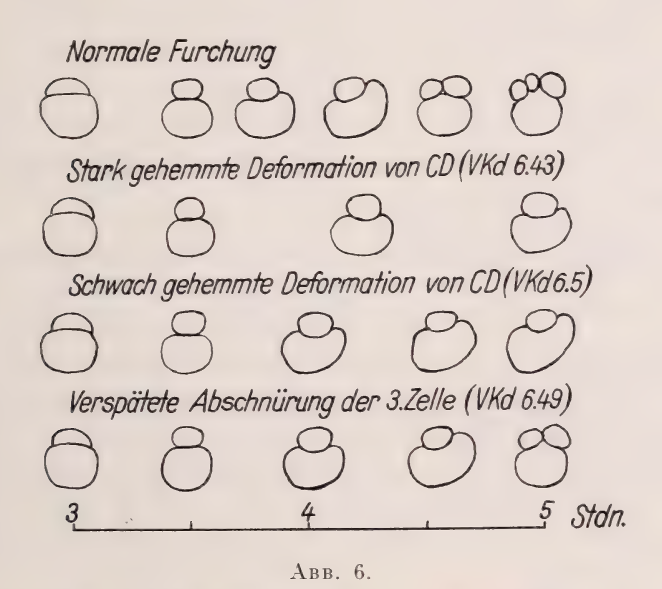


ABB. 6.

Hemmungstufen der Oberflächenverformung der CD-Zelle im zweiten Teilungszyklus (Protokollbeispiele).

Alle Beobachtungen zeigen demnach, dass Nachi die mitotische Oberflächenvergrösserung auch im zweiten Zyklus stark vermindert. Immer kündigt sich die Blockierung durch stark behinderte Oberflächenvergrösserung an. Unter dem Einfluss von Nachi wird die Eirinde unfähig, sich in relativ kurzer Zeit stark zu verformen. Colch dagegen hemmt die Oberflächenverformung gar nicht und Phechi nur in seltenen Fällen. Weshalb diese beiden Stoffe die Zellteilung gleichwohl blockieren können, wird im Abschnitt über die Phechi-Effekte (s. S. 110) untersucht werden.

6. *Reaktionen des Mitoseapparates und des Chromatins in den zwei ersten Furchungszyklen.*

Es muss nun untersucht werden, ob die verschiedenen, für Nachi typischen Hemmungsstufen der Rindenaktivität bestimmten Zustandsbildern der blockierten oder gestörten Kernapparates entsprechen. Ich gehe wiederum von den in der Tabelle I gegebenen Hemmungsklassen St. I, St. I′ und II aus. Die jeder Klasse zugehörigen zytologischen Störungen werden beschrieben, ohne dass ich die Konzentration berücksichtige, bei der sie entstanden. Am Schlusse jedes Abschnittes werde ich prüfen, wieweit sich die Hemmungstypen der Furchung mit den zytologischen Störungen korrelieren lassen.

Es wurden nicht alle Keime, die in der Tabelle I zusammengestellt sind, mikroskopisch untersucht. Einige Keime gingen beim Wässern verloren, andere wurden beim Einbetten oder beim Schneiden verletzt. Ab und zu fanden sich auch zytolysierte Keime, die nicht mikroskopisch analysiert werden konnten. Die meisten nicht untersuchten Keime sind aber solche, deren Entwicklung während 24 Stunden und länger beobachtet wurde. An ihnen sollte stichprobenweise festgestellt werden, wie weit aus der Entwicklungsleistung nach 3—4-stündiger Behandlungsdauer auf ihr endgültiges Schicksal geschlossen werden konnte. In den vorhergehenden Abschnitten (s. S. 76) wurde versucht, Beziehungen zwischen der verzögerten Furchung und der Entwicklungsleistung herzustellen.

a) *Störungen bei teilungsunfähigen Einzellern.*

Bei 17 Keimen (= 31%) fand ich persistierende Metaphasespindeln mit pyknotischen Chromosomen. Die Mitose dieser offenbar am stärksten gestörten Keime wurde sofort nach Behandlungsbeginn blockiert. Die Spindeln sind nach 3—4-stündiger Behandlungsdauer immer noch vorhanden. Sie sind stark reduziert, besitzen aber ± deutliche Fibrillen. In einigen Fällen sind diese aufgesplittert. Asteren fehlen stets vollständig (Abb. 7 *a* u. *b*). Die Spindeln liegen irgendwo in den Keimen, Die Polplasmen haben sich in grössere und kleinere Inseln aufgelöst, die den Dotter regellos durchziehen. Der Eiinhalt blockierter Keime bewegt sich demnach abnorm stark. Das Endoplasma wird also durch die Nachi-Einwirkung nicht unbeweglich (Abb. 8). Die Chromosomen sind pyknotisch. Sie bilden in der Aequatorialplatte unregelmässige Bröckel. Bei aufgesplitterten Spindeln liegen diese zerstreut in einer Plasmainsel.

Die Chromosomenpyknose ergibt für Phechi und Colch (LEHMANN 1943, WOKER 1944, LUESCHER 1945) die nämlichen Bilder. Auch MEIER und ALLGOEWER (1945) haben an Gewebekulturen festgestellt, dass die Metaphasechromosomen unter dem Einfluss von Stoffen aus der nicht näher umschriebenen „Chinongruppe" mit „colchicinähnlichem Bilde pykniert" werden. Während jedoch die Pyknose bei Nachi nach 3—4-stündiger Bd.[1] den stärksten Schädigungsgrad repräsentiert und nur nahe der Toxizitätsgrenze auftritt, veranlassen Phechi und Colch in der gleichen Zeitspanne das Chromatin sich vollständig aufzulösen. Nachi ist demnach ein nur schwach karyoklastisches Mitosegift. Die in der Metaphase blockierten Keime zeigten keine Oberflächenunruhe.

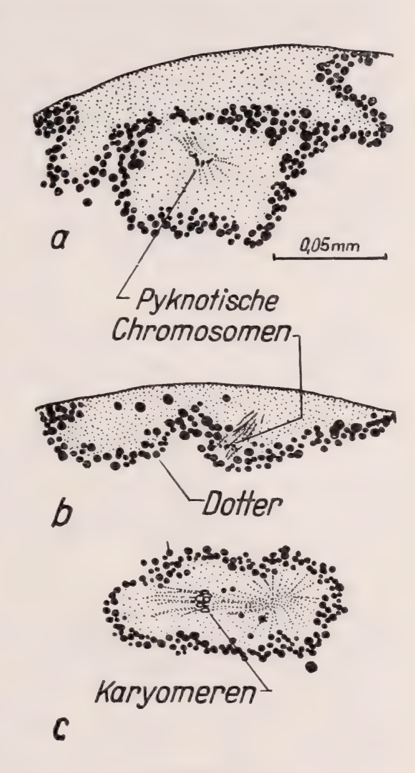


ABB. 7.

Das Verhalten der ersten Furchungsspindel bei blockierten Einzellern.

a) und *b*) Kollabierte Metaphasespindeln mit pyknotischen Chromosomen (*a*: Nachi *d* I/6 Vk 25 c_3 2, *b*: Nachi *d* I/6 Vk 25 d_2 2)

c) Persistierende Telophasespindel mit normalen Karyomeren (Nachi *d* I/6 Vk 25 c_2 2).

In 5 Fällen (= 9%) lief die Mitose vor dem Stop noch bis zur Telophase ab. Die Spindeln, die auch hier während Stunden weiter bestanden, sind wesentlich besser erhalten, als die blockierten Metaphasespindeln. Selbst die Asteren sind noch erhalten (Abb. 7 *c*). Die Karyomeren sind normal. Die Spindeln und die Polplasmen wurden hier ebenso abnorm verlagert, wie bei den in der Metaphase blockierten Keimen. Das zeigt wiederum, dass sich der Eiinhalt verschieben kann, obwohl die Keime gestoppt sind. Alle Keime, die in der Telophase stehen blieben, zeigten im Gegensatz zu den in der Metaphase blockierten deutliche Oberflächenunruhe. Sämtliche auf der Seite 77 f. unter-

[1] Bd. bedeutet Behandlungsdauer.

schiedenen Grade von „eckigen" Keimen bis zu reduzierter Protuberanzenbildung wurden beobachtet.

Dieser Befund zeigt deutlich, dass die Oberflächenunruhe in Gang kommt, sobald die Mitose über die Metaphase hinaus abläuft. Sie wird aber gehemmt, weil die Eirinde sich offenbar unter dem Einfluss

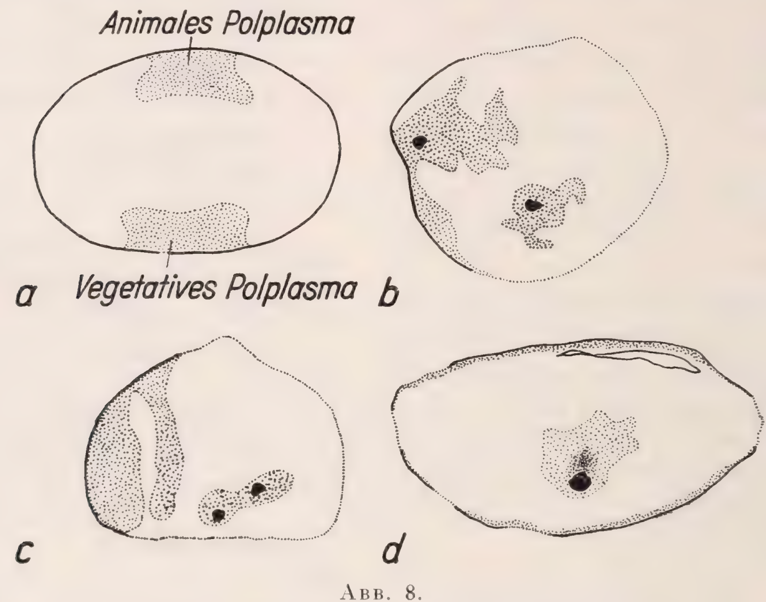


Abb. 8.

Die zytologischen Störungen bei blockierten Einzellern.

a) Normale Lage der Polplasmen eines unbehandelten Keimes im Stadium I/6 (Tu no 12/1).

b) und *c*) Zweikernige Einzeller mit abnorm angeordnetem Polplasmamaterial (*b*: Nachi *d* I/6 Vk 30 a_2, *c*: Vk 30 a_1 3).

d) Blockierter Einzeller mit einem einzigen, vermutlich tetraploiden Ruhekern (Nachi *d* I/6 Vk 32 b_1 6).

von Nachi nicht genügend vergrössern kann. Es scheint, als könnte sie sich nur noch geringfügig elastisch dehnen. Sobald die an sich wenig gestörten Prozesse, die zur Oberflächenunruhe führen, abklingen, nimmt sie wieder ihre ursprüngliche Ausdehnung an. Die Eirinde ist gegenüber Nachi wahrscheinlich die empfindlichste Zellkomponente.

Noch deutlicher ist die selektive Wirkung von Nachi bei Keimen zu erkennen, die innerhalb der Gruppe der blockierten Einzeller am schwächsten gestört sind. Das sind die 33 Keime (= 60%), die das

Ruhekernstadium des ersten Zyklus erreicht haben. Als schwach gestört kann jedoch nur der Kernphasenwechsel bezeichnet werden. Die Kerne haben den ganzen Zyklus von der Metaphase bis zur Kernrekonstruktion normal durchlaufen. Ihre gegenseitige Lage zeigt in einigen Fällen, dass die Spindel schon vorzeitig nicht mehr richtig funktionierte. Sie vermochte die Anaphasechromosomen nicht polwärts zu transportieren und so kam es zur Kernrekonstruktion in Anaphaselage. Die Ruhekerne liegen in solchen Fällen nahe beieinander (Abb. 8 *c*). Bei 18 Keimen konnte ich nur einen einzigen, ± deutlich vergrösserten Ruhekern feststellen. Der Kernphasenwechsel ist hier vor sich gegangen, ohne dass sich die Chromosomen aus der Aequatorialplatte polwärts bewegten. Es sind so vermutlich tetraploide Ruhekerne entstanden, die sich nicht mehr weiterteilen konnten (Abb. 8 *d* und 9 *c*).

Die Kerne behandelter Keime unterscheiden sich wenig von normalen Ruhekernen. Sie sind wie diese stärker oder schwächer blasig (Abb. 12 *a-f*). Selten finden sich Karyomerenkerne (Abb. 9 *b*, vgl. S. 125) oder Kerne mit teilweise aufgelöster Membran (Abb. 9 *e*). Die Kerngrösse liegt innerhalb der Grenzen, die durch normale Interphasenkerne einerseits (Abb. 9 *a*) und normale Prophasenkerne andererseits (Abb. 9 *f*) gegeben sind. Die Kernstruktur wird also wenig oder gar nicht verändert. Bei Colch- Behandlung dagegen wird sie dichter (Woker 1944, Luescher 1945). Durch Phechi beeinflusste Kerne bieten wiederum ein anderes Bild (s. S. 107).

Aus der Hemmung der Oberflächenunruhe habe ich geschlossen, dass sich die Eirinde unter dem Einfluss von Nachi nicht mehr genügend vergrössern kann. Die normale Eirinde hebt sich unter dem Mikroskop als dünnes Häutchen ab. Ihre Struktur ist nicht zu erkennen, weil die Bausteine submikroskopisch dimensioniert sind. Die Schnitte von Keimen, die durch Nachi als Einzeller oder als unvollständige Zweizeller blockiert wurden, zeigen nun, dass sich die Eirinde partiell kontrahiert und verdickt hat, während sie an anderen Stellen sehr dünn ist [1]. Es ist jedoch möglich, dass sie sich erst bei der Fixation kontrahiert. In diesem Fall würde die Kontraktion durch Nachi erst ermöglicht, denn unbehandelte Keime zeigen diese Erscheinung nie. Die Annahme, wonach Nachi die Eirinde verändert und funktionsuntüchtig macht, wird also durch diesen Befund gestützt.

b) *Störungen bei unvollständigen Zweizellern.*

Wie wir gesehen haben, zeigen nur jene blockierten Einzeller Oberflächenunruhe, bei denen die Mitose über die Metaphase hinaus abläuft. In den meisten Fällen ist sie gehemmt und führt, auch wenn sie nahezu normal verläuft, nie zur Abschnürung einer AB-Zelle. Die angelegte zweite Zelle wird wieder zurückgebildet, weil sich die Eirinde unter dem Einfluss von Nachi kontrahiert.

---

[1] Siehe Abb. 8 *b-d* und 10 *a-d*.

Bei den unvollständigen Zweizellern blieb nun die AB-Zelle als Vorwölbung oder unvollständig abgeschnürt erhalten (s. S. 70). Alle Keime zeigten mehr oder weniger starke Oberflächenunruhe. Wie zu

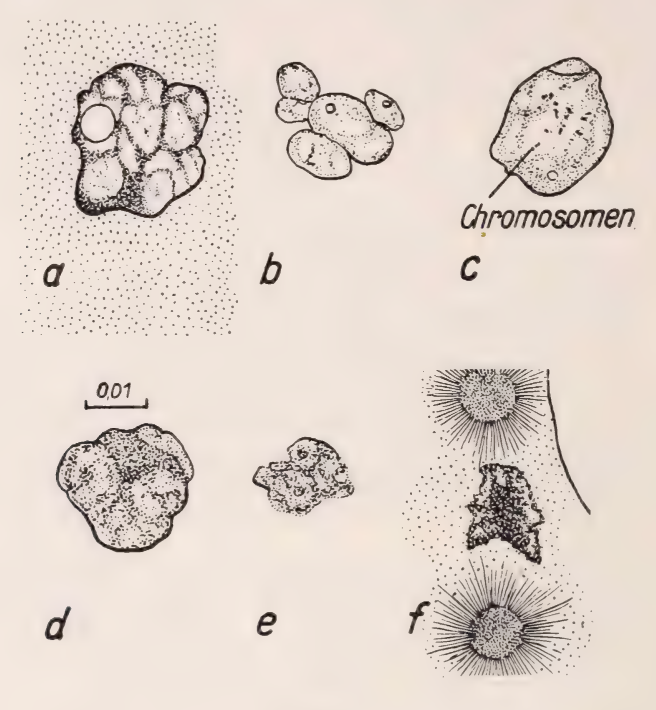


ABB. 9.

Ruhekerne behandelter und unbehandelter Keime.

a) Blasiger Ruhekern eines unbehandelten Zweizellers (Tu Chi 37/31).

b) Karyomerenkern eines blockierten Einzellers (diploid). Die Telophasenkaryomeren sind nicht miteinander verschmolzen und haben sich selbständig vergrössert (Nachi *d* I/6 Vk 25 d_1 2).

c) Kern des blockierten Einzellers von Abb. 8 *d* (tetraploid ?). Im Inneren sind Chromosomen sichtbar.

d) Diploider Ruhekern eines gestoppten Einzellers, normal aussehend (Nachi *d* I/6 Vk 32 d_3 6).

e) Diploider Ruhekern eines blockierten Einzellers mit schwachen Auflösungserscheinungen (Nachi *d* I/6 Vk 30 a_1 3).

f) Normaler Prophasekern. Membran im Verschwinden. Volumen gegenüber dem Ruhekern stark verkleinert. Asteren gebildet. (Tu No 13/2).

erwarten, lief die Kernteilung bei ihnen, mit einer Ausnahme, mindestens bis zur Telophase ab. Von den analysierten unvollständigen Zweizellern wurde einer in der Metaphase, 2 in der Telophase und die übrigen 24 in der Interphase blockiert. Die Störungsbilder sind dieselben wie bei den blockierten Einzellern (Abb. 10 *a*, *b*, *c* und *d*). Bei zwei Keimen

wurden die blockierten Spindeln durch abnorme Plasmaströmungen verfrachtet. In den übrigen Fällen bewegte sich das Plasma zu schwach, um Spindeln oder Ruhekerne transportieren zu können. Die gestörten

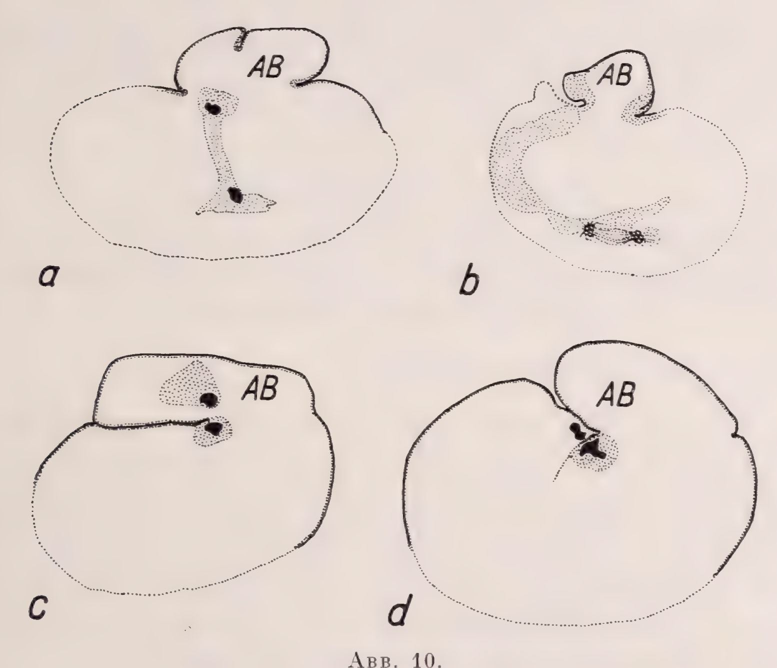


Abb. 10.

Typen unvollständiger Zweizeller.

a) Versuchskeim mit symmetrisch angelegter Furche. Die Kernteilung lief bis zur Interphase normal ab. Die Furchungszone ist verschoben (Nachi *d* I/6 Vk 29 c_3 3).

b) Versuchskeim mit symmetrisch angelegter Furche. Die Furchungszone ist stark verschoben. Die blockierte Telophasespindel wurde durch abnorme Plasmabewegungen verfrachtet (Nachi *d* I/6 Vk 33_3 6).

c) Versuchskeim mit einseitiger Furche. Die Furchungszone ist nicht verlagert. Normaler Kernphasenwechsel bis zur Interphase bei unterbliebener Streckung der Spindel (Nachi *d* I/6 Vk 32 b_2 6).

d) Versuchskeim mit einseitiger Furche. Abnorme Lage der Kerne.

Die verdickte Eirinde ist bei allen Bildern ausgezogen. Dort, wo sie zu fehlen scheint, sind die Umrisse punktiert gezeichnet. Das Gleiche gilt für die Abb. 8.

Strukturverhältnisse sind aber auch hier zu erkennen. Die Polplasmen sind wie bei den blockierten Einzellern in Inseln aufgelöst, welche regellos in den Keimen verteilt sind. Auch die Eirinde wurde partiell versteift. Dadurch verlor sie die Fähigkeit, die Furche weiter vorzutreiben (Abb. 10 *a*, *b*, *c* und *d*).

Der Unterschied gegenüber den blockierten Einzellern besteht lediglich darin, dass die einmal angelegten Furchen nicht mehr zurückgebildet werden, obwohl das Endoplasma vermutlich einer möglichst kleinen Oberfläche zustrebt. Diese Befunde werden nur verständlich, wenn man annimmt, dass die Eirinde ein funktionell selbständiges Zellsystem ist (DANIELLI, MONNÉ, MONROY). Die Beobachtung, wonach aus der Stärke der gehemmten Oberflächenunruhe nicht auf den Grad der Abschnürung der AB-Zelle geschlossen werden kann, scheint mir diese Annahme zu rechtfertigen. Das eine Mal erfolgte bei nahezu normaler Protuberanzenbildung fast keine Einschnürung, und das andere Mal wurde bei stark gehemmter Oberflächenunruhe eine Furche weit vorgetrieben (s. Abb. 3).

c) *Die Störungen bei den Zweizellern.*

Die Nachi-Effekte im ersten Zyklus haben wahrscheinlich gemacht, dass die Eirinde neben dem Spindelapparat und dem Endoplasma als selbständiges System an der Furchung beteiligt ist. Es gelingt, mit Nachi die genannten Zellkomponenten selektiv zu beeinflussen, wobei aber nur in günstigen Fällen die relative Selbständigkeit der Eirinde hervortritt. Aus der Abb. 2 wissen wir, dass die Oberflächenvergrösserung auch im zweiten Zyklus gebremst wird. Es wird sich zeigen, dass bei solchen gebremsten Keimen die Mitose normal ablaufen kann und dass auch sonst keine zytologischen Störungen auftreten. In diesen Fällen muss es gelingen, die funktionelle Bedeutung der Eirinde noch klarer zu demonstrieren.

Die 133 untersuchten Versuchskeime, die in der Gruppe II von Tabelle I zusammengefasst sind, lassen sich zytologisch in die folgenden drei Störungsklassen aufteilen:

1. Stop in der Interphase des ersten Zyklus (54 Keime = 41%).
2. Eintritt in den zweiten Zyklus, verzögerte Mitose und gehemmte Deformation der CD-Zelle (48 Keime = 36%).
3. Normale Mitosegeschwindigkeit bei gehemmter Deformation der CD-Zelle (13 Keime = 10%) [1].

[1] 18 Keime (= 13%) furchten bis zum Stad. II/7 normal. Hier wurden sie konserviert.

Die drei Klassen kommen mehr oder weniger deutlich konzentrationsabhängig vor (Tab. III).

Tabelle III.

Die zytologischen Verhältnisse bei den Zweizellern mit unterbleibender oder verzögerter Abschnürung der C-Zelle und der Dreizeller, die eine C-Zelle schwach verzögert oder normal abschnürten (Entwicklungsstufen II und III der Tabelle I).

Konzentration	Anzahl Keime	Zahl der Kerne pro Zelle bei Stop in der Interphase des ersten Zyklus			Verzögerte Mitose und entsprechend gehemmte Deformation	Normale Mitosegeschwindigkeit bei gehemmter Deformation	Normale Furchung bis II/7	Zytologisch normale Dreizeller
		AB 0 CD 2	AB 0 CD 1	AB 1 CD 1				
1 : 3 M	9	2	3	4	—	—	—	—
1 : 3,5 M	1	1	—	—	—	—	—	—
1 : 4 M	13	—	—	2	5	4	—	2
1 : 5 M	17	—	—	9	8	—	—	—
1 : 6 M	40	—	—	11	18	4	6	1
1 : 7 M	47	—	2	20 [1]	13	5	2	5
1 : 9 M	14	—	—	—	4	—	4	6
1 : 12 M	34	—	—	—	—	—	6	28
1 : 15 M	30	—	—	—	—	—	—	30

(Nähere Erläuterungen siehe Text.)

aa) Stop in der Interphase des ersten Zyklus.

Die Keime dieser Klasse schliessen unmittelbar an die unvollständigen Zweizeller mit Ruhekernen an. Sie unterscheiden sich nur darin von ihnen, dass die Abschnürung der AB-Zellen eben noch vor sich gehen konnte. Wie dort lässt die Lage und die Zahl der Kerne erkennen, ob der Kernphasenwechsel an Ort und Stelle ablief, ohne dass die Tochterchromosomen aus der Aequatorialplatte bewegt wurden (AB-Zellen kernlos, CD-Zellen mit je einem tetraploiden Kern), oder ob die Mitosen mehr oder weniger ungestört waren. Im letzteren Fall entstanden je nach der Lage der Furche die folgenden drei Störungstypen: 1. die Furchungszone ist verschoben, die AB-Zelle ist abnorm klein. Ausserdem hat sich die Spindel nicht genügend gestreckt, sodass beide Ruhekerne in die CD-Zelle zu liegen kamen (AB o CD 2, Abb. 11 *a*

[1] 15 Keime furchten synchron mit den Kontrollen bis zum Stadium II/3-4, in welchem sie konserviert wurden. Möglicherweise wären sie in den zweiten Zyklus eingetreten.

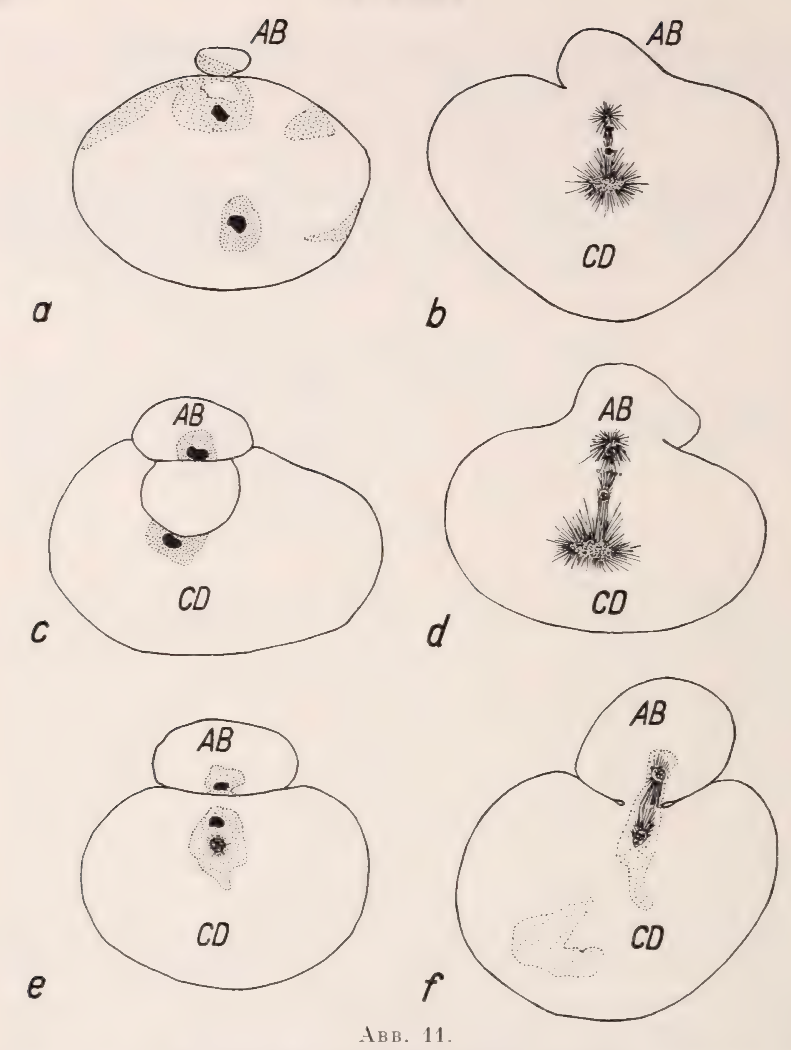


Abb. 11.

Die Bildung verschieden grosser AB-Zellen.

a) Extrem kleine, kernlose AB-Zelle. Die beiden Ruhekerne liegen in CD. (Nachi *d* I/6 Vk 30 c_4 3).

b) Die Entstehung einer abnorm kleinen AB-Zelle. Die Furchungszone ist verschoben und die Telophasespindel ist ungenügend gestreckt (Nachi *d* I/6 Vk 7 a_1 7).

c) Mittelgrosse AB-Zelle eines blockierten Zweizellers, normal bekernt (Nachi *d* I/6 Vk 34 a_1 6).

d) Die Entstehung einer mittelgrossen AB-Zelle. In diesem Falle ist es fraglich, ob die Kerne normal verteilt werden (Nachi *d* I/6 Vk 7 b_1 7).

e) Normal abgeschnürte AB-Zelle eines behandelten Keimes. CD-Zelle in der Prophase (Nachi *d* I/6 Vk 43 a_3 4).

f) Die Abschnürung einer normalen AB-Zelle. Die Furche schneidet auf der Höhe des Spindeläquators ein (Nachi *d* I/6 Ko 7_1).

und *b*). 2. Die Furchungszone ist verschoben, die AB-Zelle ist abnorm klein. Weil sich jedoch die Spindel genügend gestreckt hat, gelangte noch ein Kern in die AB-Zelle (AB 1/CD 1, Abb. 11 *c* und *d*). 3. Die

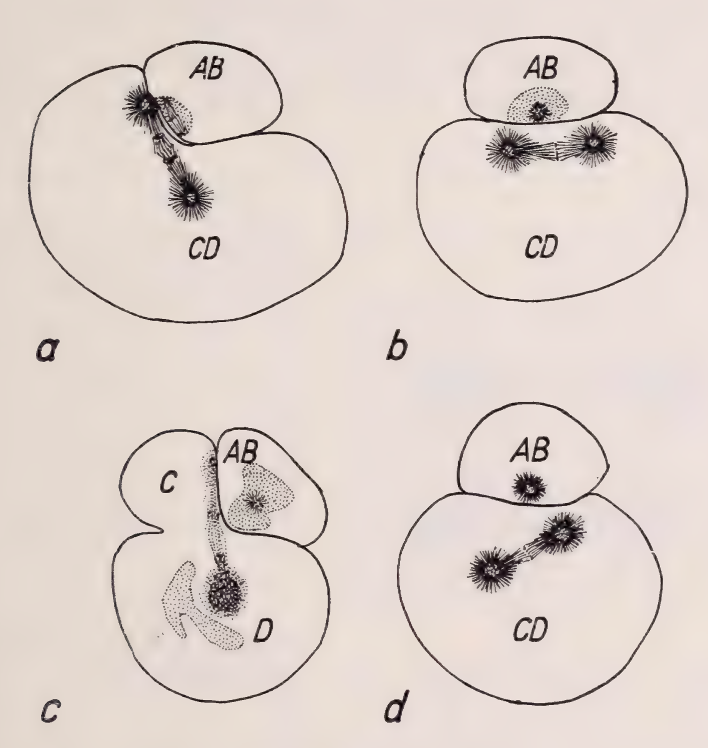


ABB. 12.

Verzögerte Kernteilung und entsprechend gehemmte Deformation der CD-Zelle.

a) Kontrollkeim im Stadium II/8, Kernteilung in der frühen Telophase (Nachi *d* I/6 Ko 27 a_2).

b) Versuchskeim aus der gleichen Serie wie 12 *a* im Stadium II/6. Die CD-Zelle ist dem Mitosestadium entsprechend abgerundet und noch nicht asymmetrisch deformiert (Nachi *d* I/6 Vk 27 a_2 4).

c) Kontrollkeim im Stadium II/8-III. Kernteilung in der Telophase, Spindel in Rückbildung begriffen. Die Furche stösst gegen den Spindeläquator vor (Nachi *d* I/6 Ko 28 b_1).

d) Versuchskeim aus der gleichen Serie wie 12 *c*. Er ist gegenüber dem Kontrollkeim noch etwas stärker im Rückstand (Nachi *d* I/6 Vk 28 b_1 5).

AB-Zelle hat die normale Grösse und ist auch normal bekernt (AB 1/CD 1, Abb. 11 *e* und *f*).

Die beschriebenen Typen sind in der Tabelle III zusammengestellt. Abnorm kleine AB-Zellen werden relativ selten gebildet.

Sie kommen auch bei Phechi-Behandlung vor. Die Störung ist demnach unspezifisch. Für die Analyse der Rindentätigkeit ist sie jedoch bedeutungsvoll (s. Diskussion, S. 145).

Die Ruhekerne der blockierten Zweizeller sehen gleich aus wie jene der Einzeller und der unvollständigen Zweizeller. Die Polplasmen wurden durch abnorme Strömungen des Eiinhaltes verlagert. Die Bewegungen des Endoplasmas waren jedoch zu schwach, um Kerne zu verfrachten. Ihre Lage in bezug auf die Furchungszone ist stehts normal (Abb. 11 *a*).

bb) Eintritt in den zweiten Zyklus, verzögerte Mitose und gehemmte Deformation.

Bei schwächerer Störung wurde die Ruhephase des ersten Zyklus normal durchlaufen und die Keime gelangten rechtzeitig in den zweiten Zyklus. Vom Stadium II/6 an wurde jedoch die Oberflächentätigkeit stark gehemmt. Die CD-Zellen konnten sich nicht genügend vergrössern Im Zeitpunkt, da die Kontrollen die 3. Zelle abschnürten, standen die Versuchskeime bestenfalls im Stadium II/7 (s. Abb. 6).

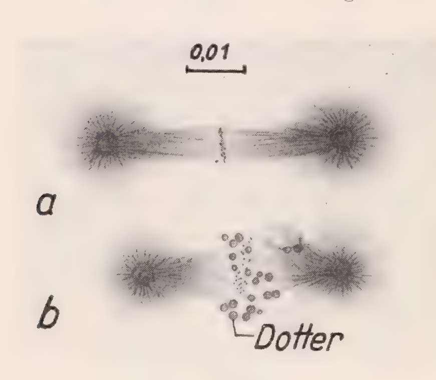


Abb. 13.

Störungen am Spindelapparat im zweiten Zyklus.

a) Normale Metaphasespindel aus der CD-Zelle eines Kontrollkeimes (Nachi *d* I/6 Ko 30 a_2).

b) Stärkste Störung unter dem Einfluss von Nachi. Spindelfasern in die Aequatorzone aufgelockert, Einfliessen von Dotter. Chromosomen ungeordnet (Nachi *d* I/6 Vk 6 a_3 7).

Alle Keime besitzen Meta- oder Anaphasespindeln. Das Mitosestadium entspricht immer dem Deformationsgrad der CD-Zelle. Mitose und Plasmateilung sind also gleich stark gehemmt (Abb. 12 *b* und *d*). Die Spindelapparate sind nur geringfügig gestört. Oft sind die Spindelfasern in der Aequatorzone etwas aufgelockert, selten sind sie wirr und fast regelmässig haben die Asteren sehr kurze Strahlen. Auffällig ist ferner das frühe Einfliessen von Dotter in die Aequatorzone (Abb. 13 *a* und *b*). Bei 25 (von 48) Keimen dieser Gruppe liegen die Spindeln abnorm. Sie sind gegen das Zentrum der CD-Zellen verlagert und bis zu 90° aus ihrer normalen Lage gedreht (Abb. 14 *f*). Die CD-Zellen sind aber asymmetrisch deformiert, als ob die Spindeln richtig liegen würden.

cc) Normale Mitosegeschwindigkeit bei gehemmter Deformation der CD-Zelle.

13 Keime erreichten in der Zeit, da die Kontrollen die 3. Zelle

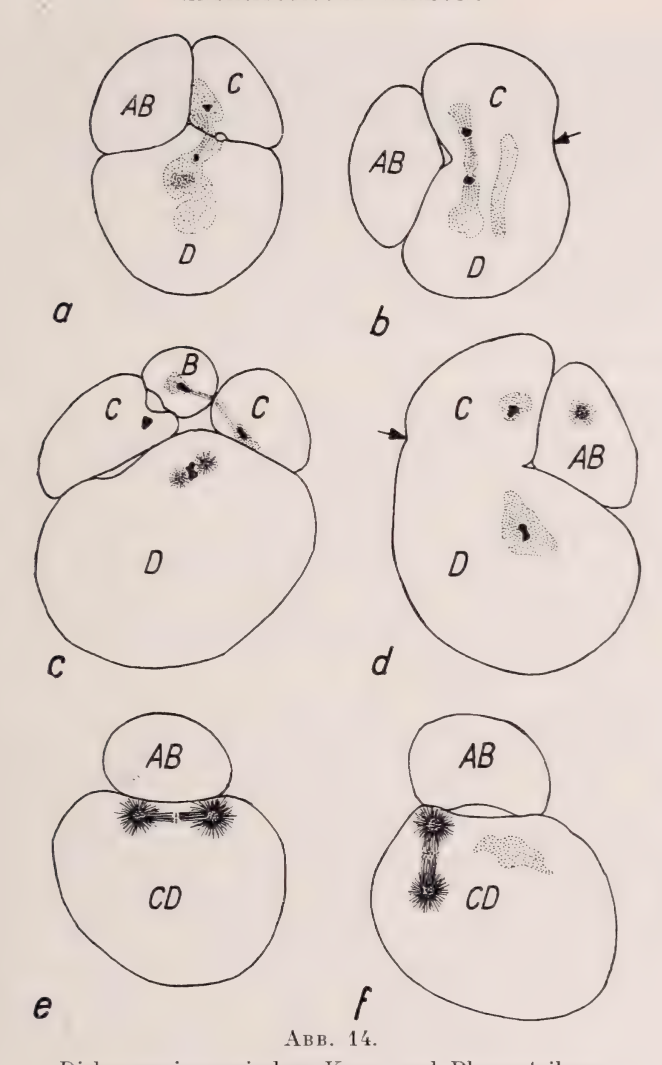


ABB. 14.

Disharmonien zwischen Kern- und Plasmateilung.

a) Kontrollkeim auf dem Dreizellenstadium (Nachi *d* I/6 Ko 10 c_2).

b) Versuchskeim der gleichen Serie wie Kontrollkeim der Abb. 14 *a*. Die Kernteilung lief synchron mit denen der Kontrollen ab. Die Plasmateilung ist stark gehemmt (Náchi *d* I/6 Vk 10 c_1 7).

c) Kontrollkeim auf dem Vierzellenstadium (Nachi *d* I/6 Ko 27 b_2).

d) Versuchskeim der gleichen Serie wie Kontrollkeim der Abb. 14 *c*. Die Kernteilung lief bis zur Interphase normal ab. Die Plasmateilung ist unterblieben (Nachi *d* I/6 Vk 27 b_2 4).

e) Normale Lage der Metaphasespindel in der CD-Zelle eines unbehandelten Keimes. Die asymmetrische Deformation der CD-Zelle hat eingesetzt (Nachi *d* I/6 Ko 32 b_2).

f) Versuchskeim, bei dem die Spindel um 90° aus der normalen Lage gedreht wurde. Die CD-Zelle beginnt sich normal asymmetrisch zu deformieren Nachi *d* I/6 Vk 6 a_4 7).

abschnürten das Stadium II/6—II/8[1]. In einzelnen Fällen wurde die C-Zelle schwach eingeschnürt. Unabhängig von der gehemmten Furchung liefen die Mitosen synchron mit denen der Kontrollen weiter und erreichten rechtzeitig das Ruhekernstadium des zweiten Zyklus. Es entstanden so blockierte Zweizeller mit zwei Kernen in der CD-Zelle (Abb. 14 *d*). Die selektive Wirkung von Nachi zeigt sich hier besonders eindrucksvoll. Die Tendenz der CD-Zelle, sich zu deformieren, ist offensichtlich vorhanden. In vielen Fällen ist sie auch so stark deformiert (II/8), dass die Bedingungen für den normalen Furchungsablauf scheinbar gegeben sind. Es ist vermutlich die Eirinde, welche die Furchung verunmöglicht, weil sie sich immer noch nicht genügend vergrössern kann. Sie ist, wie bei den unvollständigen Zweizellern, eine steife, wenig elastische Hülle.

d) *Normale Abschnürung der C-Zelle.*

Nach dem, was oben gesagt wurde, ist es ohne weiteres verständlich, dass Keime, die das Dreizellenstadium erreichten, zytologisch vollkommen normal sind. Wie schon angedeutet (s. S. 76) lässt aber Nachi diese Keime nicht unbeeinflusst. Bei der Konzentrtion 1: 15 M, die die Furchung im zweiten Zyklus kaum mehr beeinflusst liegt nach Abb. 1 das Blastulamaximum (50%). Während also keine zytologischen Störungen mehr sichtbar sind, wirkt Nachi noch stark anormogenetisch. Ebenso häufig können sich indessen bei der genannten Konzentration normale Würmer entwickeln.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass auch bei stärksten Nachi-Konzentrationen nicht alle Zellkomponenten gleich stark betroffen werden. Selbst bei blockierten Einzellern kann die Mitose noch normal ablaufen. Keime, die in den zweiten Zyklus eintreten, sind zytologisch weitgehend normal. Bei stärkster Störung läuft lediglich die Mitose verlangsamt ab. Sehr stark dagegen wird die Oberflächentätigkeit gehemmt und es konnte wahrscheinlich gemacht werden, dass Nachi an der Eirinde angreift und diese blockiert. Damit lässt sich Nachi als selektives und bei schwächeren Konzentrationen nahezu rein inhibitives Antimitoticum (Lehmann, Huber 1945) charakterisieren.

7. *Zusammenfassende Erörterung der Nachi-Dauerbehandlungseffekte.*

Die Wirkungsbreite von Nachi ist sehr gering, 60-mal kleiner als die des Colch. Dementsprechend sind auch der antimitotische (3) und der anormogenetische (2) Quotient klein. Im Gegensatz zu

[1] 18 weitere Keime, die bis zum Stadium II/7 normal furchten, dann aber konserviert wurden, können hier nicht berücksichtigt werden (s. Fussnote auf Seite 88).

Colch überlagern sich die einzelnen Bereiche stark; so wirkt z. B. das Nachi bei keiner Konzentration rein anormogenetisch. Die Maximalkonzentration ist durch die Zytolyse gegeben. Der Zytolysebereich ist scharf gegen den antimitotischen Bereich abgesetzt. Somit ist Nachi relativ wenig toxisch. Colch ist noch weniger toxisch, denn es bewirkt selbst bei stärksten Konzentrationen keine Zytolyse.

Wesentlich gegenüber Colch- Behandlung ist die Tatsache, dass Nachi die Furchung sofort, also schon in der Metaphase des ersten Zyklus blockieren kann. Nachi dringt in diesem Stadium rasch in die Keime ein, während Colch im gleichen Stadium nicht wirkt. (LEHMANN und HADORN 1946.) Typisch für Nachi ist ferner, dass es die Furchung während der Abschnürung der AB-Zelle blockieren kann, dass es die Oberflächenunruhe hemmt und verlangsamt. Daraus schloss ich auf eine direkte Veränderung der Eirinde durch Nachi. Diese ist bei stärkster Störung gerade noch mikroskopisch fassbar (s. S. 85 *f*).

Die Furchung wird phasenspezifisch verlangsamt. Die Verlangsamung macht sich in den Phasen bemerkbar, in denen sich die Eirinde stark vergrössern sollte. Die Furchung wird nie unvermittelt gestoppt. Dem Stop geht immer eine zunehmend behinderte Oberflächenunruhe voraus. Bei Colch-Behandlung wird die Oberflächentätigkeit nicht gehemmt.

Nachi verursacht an Kern und Mitoseapparat relativ geringfügige Störungen. Die Strukturen des achromatischen Apparates lösen sich bei Nachi- Einwirkung nicht auf. Bei stärkster Wirkung werden sie „fixiert". Sie bleiben stundenlang erhalten. In solchen Fällen sind die Chromosomen pyknotisch. Ist die Störung schwächer, so unterbleibt der Chromosomentransport innerhalb der Spindel ganz oder teilweise. Da aber der Kernphasenwechsel gleichwohl weiterläuft, so entfernen sich die entstehenden Karyomeren nur wenig voneinander. Entweder verschmelzen sie zu tetraploiden Ruhekernen oder es bilden sich Kerne, die unmittelbar nebeneinander liegen bleiben. Unter dem Einfluss von Colch dagegen lösen sich die Spindeln und die Asteren vorzeitig auf (WOKER 1944).

Somit ist der antimitotische Effekt des Nachi dadurch ausgezeichnet, dass in erster Linie die normale Oberflächentätigkeit,

insbesondere die anaphasische Oberflächenvergrösserung blockiert wird, während die Spindeln, die Asteren und die Chromosomen keine sehr ausgesprochenen Schäden erleiden. Annähernd die gleichen Effekte erzielte LEHMANN (1945) mit dem 1,4-Benzochinon.

B. **Versuche mit Phenanthrenchinon** [1].

1. *Die Wirkungsbreite.*

Zur Bestimmung der Wirkungsbreite setzte ich 22 Versuchsserien mit zusammen 227 Versuchskeimen und 69 Kontrollen an. Von den letzteren furchten 9 (= 13 ±4%) abnorm. Die Versuche erstreckten sich in 32 Stufen über einen Konzentrationsbereich von 1:5 M — 1:500 M. Wie bei den Versuchen mit Nachi sind die wichtigeren Stufen (1:10 M — 1:60 M) stärker mit Versuchskeimen besetzt als die übrigen. Die Serien wurden gleich aufgeteilt wie bei Nachi-Behandlung (s. S. 68).

Die gesamte Wirkungsbreite von Phechi liegt zwischen 1:6 M

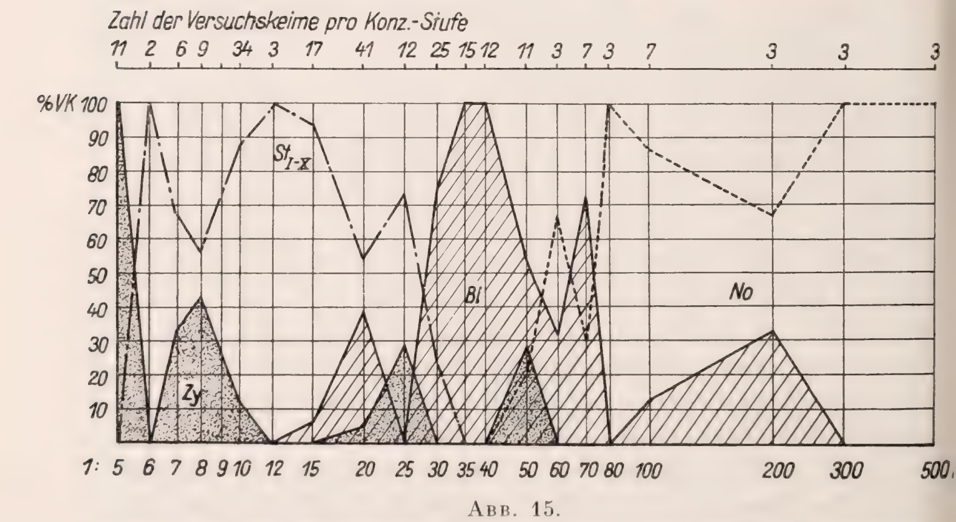


ABB. 15.

Darstellung der Wirkungsbreite des Phenanthrenchinons auf Grund der Entwicklungsleistung der Keime in Abhängigkeit von der Konzentration (Nähere Erläuterungen siehe Legende der Abb. 1).

[1] Siehe Vorbemerkungen auf Seite 65 ff.

und 1: 200 M (Abb. 15). Ihr Quotient ist somit etwas grösser als derjenige von Nachi (13-fach), nämlich rund 33-fach. Auch hier wird die verwertbare Maximalkonzentration durch den Bereich der zytolytisch wirkenden Konzentrationen begrenzt. Der antimitotische Bereich liegt hier zwischen 1: 6 M und 1: 25 M. Sein Quotient 4 ist etwas grösser als der von Nachi (3). Bemerkenswert ist, dass die Zytolyse bis in den Blastula-Bereich hinein vorkommt, ebenso fällt die stark anormogenetische Wirkung des Phechi auf, die ihr Maximum zwischen 1: 30 M und 1: 50 M erreicht, sich aber noch bis 1: 200 M bemerkbar macht. Der Quotient kann ungefähr mit 2 angesetzt werden, da noch zahlreiche „Blastulae" bis zur Konzentration 1: 70 M auftreten. Das Phechi ist demnach toxischer als Nachi.

Vergleichen wir die Wirkungsbilder der beiden Chinone mit dem des Colch, so ergeben sich kurz zusammengefasst die folgenden Charakteristika:

a) *Naphthochinon.* Quotient der gesamten Wirkungsbreite rund 13, des antimitotischen Bereiches 3 und des anormogenetischen Bereiches 2. Die verwertbare Maximalkonzentration wird durch den Zytolysebereich begrenzt.

b) *Phenanthrenchinon.* Quotient der gesamten Wirkungsbreite rund 33, des antimitotischen Bereiches 4 und des anormogenetischen Bereiches grösser als 2. Die Wirkung des Phechi schwankt innerhalb grosser Konzentrationsbereiche: zytolytische, anormogenetische und antimitotische Wirkungen überschneiden sich stark. Auch hier wird die verwertbare Maximalkonzentration durch den Zytolyse-Bereich begrenzt.

c) *Colchicin.* Quotient des gesamten Wirkungsbereiches (s. WOKER 1944, Tab. II) rund 1.200, des antimitotischen Bereiches 20 und des anormogenetischen Bereiches rund 60. Colch wirkt über breite Bereiche relativ gleichmässig. Die verschiedenen Wirkungen überschneiden sich wenig. Die Maximalkonzentration des Colch wird bei *Tubifex* durch die Löslichkeitsgrenze bestimmt, da keine der angewandten Konzentrationen zytolytisch wirkt. Das Wirkungsbild von Colch unterscheidet sich durch das Fehlen der zyto-

lytischen Wirkung grundlegend vom Wirkungsbild der beiden untersuchten Chinone.

Aus dieser Gegenüberstellung ergibt sich, dass das Wirkungsbild des Phechi äusserlich demjenigen des Nachi nähersteht, als dem des Colchicins.

2. *Charakteristische Stadien der Furchungshemmung im ersten Teilungszyklus.*

Wie gezeigt wurde, klingt das Wirkungsbild von Phechi in einigen Zügen an das von Nachi an. Es ist nun zu untersuchen, ob die Furchungshemmung im ersten Teilungszyklus weitere Anhaltspunkte für die teils ähnliche Wirkungsweise von Phechi und Nachi liefert.

Um diese Frage zu prüfen, setzte ich, wie bei den Versuchen mit Nachi, spezielle Versuchsserien an. Die Keime wurden auf dem Metaphasestadium der ersten Furchungsteilung (I/6) in verschieden konzentrierte Phechilösungen gebracht und solange darin belassen, bis die Kontrollen das Stadium II/7-III erreicht hatten. Hierauf wurden Versuchskeime und Kontrollen gleichzeitig konserviert. Die Keime eines Kokons wurden auch hier in Gruppen von durchschnittlich 3—4 Versuchskeimen aufgeteilt und jede Gruppe mit einer andern Konzentration behandelt. Das Versuchsergebnis ist in der Tabelle IV zusammengestellt. Sie zeigt, dass die gleichen Hemmungstypen auftreten wie bei Nachi-Behandlung (s. Tab. I). Aus dem folgenden Vergleich geht aber hervor, dass die Zahlenverhältnisse teilweise andere sind:

a) *Hemmung als Einzeller (Rubr.* St_I, *Tab. IV).* Bei Phechi- und bei Nachi-Behandlung sind blockierte Einzeller etwa gleicht stark vertreten. Bei Colch-Behandlung fehlen sie, wenn die Keime im Stadium I/6 in die Lösungen gebracht wurden.

b) *Unvollständige Zweizeller (Rubr.* St_I', *Tab. IV).* Bei Phechi-Behandlung sind sie seltener (max. 17% pro Konz.-Stufe) als bei Nachi-Behandlung (max. 36% pro Konz.-Stufe). Bei Colch-Behandlung wurden sie nie beobachtet.

c) *Zweizeller (Rubr. II, Tab. IV).* In dieser Sammelrubrik sind Keime vereinigt, die unmittelbar nach der Abschnürung der AB-Zelle blockiert wurden, weiter solche Zweizeller, die in den zweiten Zyklus

eintraten [1]. Die Zahl der Keime, die in der Interphase gestoppt wurden; kann also der Tab. IV nicht entnommen werden. Wie aus dem folgenden Abschnitt hervorgehen wird, ist sie wesentlich kleiner als bei Nachi-Behandlung.

TABELLE IV.

Uebersicht über das Versuchsmaterial der zweiten Versuchsreihe (Phechi-Behandlung).

Konzentration Phechi	Absolute Zahlen			Prozentzahlen			
	Anzahl Serien	Anzahl Versuchskeime	Anzahl Kontrollen	St_I	$St_{I'}$	II	III
1: 8 M	2	16	8	76	12	12	—
1: 12 M	3	27	8	30	15	55	—
1: 14 M	3	21	17	52	10	38	—
1: 16 M	3	33	2	12	—	79	9
1: 18 M	3	28	11	21	11	68	—
1: 22 M	1	6	9	—	17	83	—
1: 25 M	4	38	9	—	3	63	34
1: 30 M	4	26	10	—	4	69	27
1: 35 M	3	23	5	—	—	61	39

(Vgl. Legende von Tab. I).

Die relative Seltenheit von unvollständigen Zweizellern deutet an, dass die Entwicklungsleistung bei Phechi-Behandlung stärker zwischen Stop I und Stop II alterniert als bei Nachi. Wieweit entscheidet der Zeitpunkt des Behandlungsbeginns, ob Keime noch als Einzeller blockiert werden, oder ob sie das Zweizellen-Stadium noch erreichen ?

Es hat sich ergeben, dass der Zeitpunkt des Behandlungsbeginns grundsätzlich auch bei Phechi-Behandlung bedeutungsvoll ist. Die in der Tabelle V wiedergegebenen Protokollbeispiele zeigen jedoch, dass viele Keime selbst bei sehr frühem Behandlungsbeginn, das Zweizellenstadium erreichen können, während erwartungsgemäss kein Stop I vorkommt, wenn die Behandlung spät einsetzt. Von den 8 Versuchskeimen der Serie (*d*) 6/12 (Konz. 1: 12 M), die schon im Stadium I/5 in die Lösung gebracht wurden, liefen

[1] Siehe Fussnote auf Seite 71.

beispielsweise alle zur ersten Furchung an. Drei davon blieben als unvollständige Zweizeller stehen und fünf erreichten das Stadium des Zweizellers. Obwohl es sich nur um eine einzelne Serie handelt, muss doch betont werden, dass ähnliches bei Nachi-Behandlung nie beobachtet werden konnte.

TABELLE V.

Die Rolle der Mitosephase bei Behandlungsbeginn hinsichtlich der Entwicklungsleistung.

Konzentration	Serie	Anzahl-Keime	Behandlungs-beginn	Stop I	Stop I′	II-Z.
1 : 8 M	6/8	4	I/6 früh	3	—	1
1 : 12 M	6/11	8	I/6 spät	—	—	8
	6/12	8	I/5	—	3	5
1 : 14 M	9/13	5	I/6 früh	2	—	3
	6/15	10	I/5	5	—	5

Starke Phechi- Konzentrationen (vgl. Tab. II).

Die Wirkungsweise des Phechi erweist sich also in einigen Punkten deutlich von der des Nachi verschieden. Wohl können auch durch Phechi Keime als Einzeller blockiert werden, insbesondere bei frühem Behandlungsbeginn. Im Gegensatz zu Nachi wird aber auch durch starke Konzentrationen von Phechi die Bildung von vollständigen Zweizellern nicht völlig verhindert, während die Häufigkeit von unvollständigen Zweizellern geringer als bei Nachi ist. Phechi blockiert die Teilung merkwürdig ungleichmässig. Wie wir später noch sehen werden, reagiert auch der Kernapparat in sehr variabler Weise. Die Tatsache, dass die meisten der blockierten Keime entweder als unveränderte Einzeller oder als vollständige Zweizeller stehen bleiben und nur selten als unvollständige Zweizeller, ist als erster Hinweis dafür zu werten, dass die Verformung der Eirinde während der Furchung durch Phechi weniger leicht stillgelegt werden kann, als durch Nachi.

3. Der synchrone Furchungsablauf der mit Phechi behandelten Keime im zweiten Furchungszyklus.

Im ersten Zyklus erwies sich Phechi als schwach inhibitives Antimitoticum, indem es die Furchung ähnlich wie Nachi entweder sofort, oder seltener während der Abschnürung der AB-Zelle blockierte. Ueber die Wirkungsweise im zweiten Zyklus sagt, wie

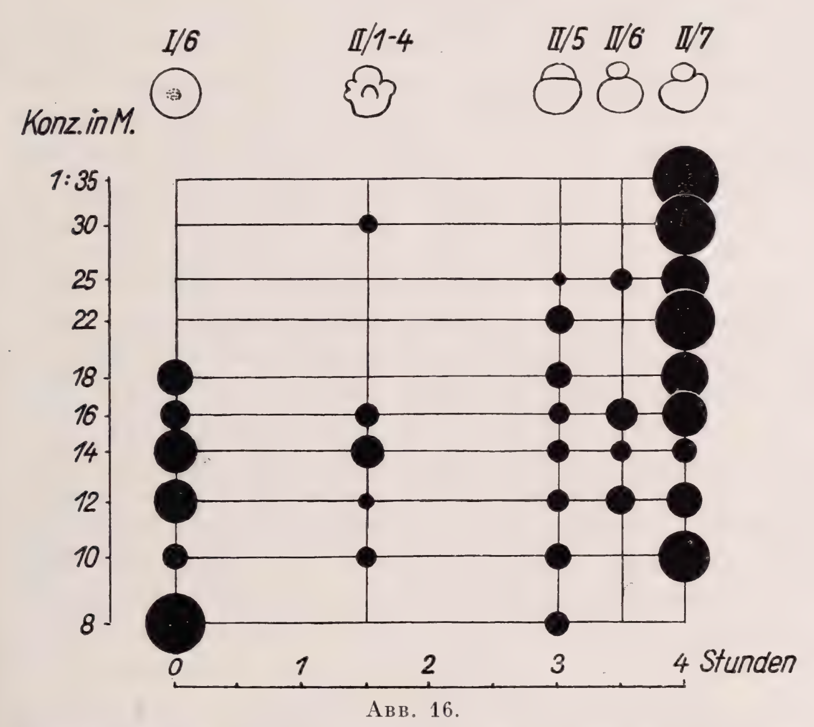


ABB. 16.

Die Wirkung von Phenanthrenchinon auf die Furchung im ersten und zweiten Zylus. (Nähere Erläuterungen siehe Legende der Abb. 2 und Text.)

schon bemerkt, die Tabelle IV nichts aus, da in der Rubr. II blockierte, gehemmte und synchron mit den Kontrollen furchende Zweizeller vereinigt sind. Bei den meisten dieser Keime wurde der Entwicklungsstillstand nicht abgewartet, weil das Material für zytologische Untersuchungen konserviert werden musste. Es soll nun gleich wie bei Nachi festgestellt werden, ob auch Phechi den Ablauf der zweiten Furchungsteilung verlangsamt.

Durch Nachi wird im zweiten Zyklus die asymmetrische Verformung der CD-Zelle, die mit einer Vergrösserung der Zell-Oberfläche verbunden ist, vom Stadium II/6 an zunehmend gehemmt (s. Abb. 2). Durch Phechi dagegen wird die Verformung auf dem nämlichen Stadium ziemlich selten aufgehalten (Abb. 16). Wenn die Kontrollen das Stadium II/7 erreicht haben, befinden sich, selbst bei starken Konzentrationen, alle Keime, die nicht schon als Einzeller, als unvollständige Zweizeller oder als interphasische Zweizeller blockiert wurden, ebenfalls auf dem Stadium II/7. Die Keime, die schon im Stadium II/6 zurückblieben, sind im Gegensatz zur Nachi-Behandlung ziemlich selten. Sie kommen in allen Konzentrationsstufen des Intervalls 1 : 8 M — 1 : 22 M ungefähr mit gleich niedrigem Prozentsatz vor. Die Zahl der blockierten Einzeller nimmt mit schwächer werdender Konzentration kontinuierlich ab und in gleichem Grade wie diese seltener werden, steigt der Prozentsatz der synchron mit den Kontrollen furchenden Zweizeller an. Alle Keime, die zwischen den Stadien II/1—3 und II/6 gehemmt wurden, sind nicht konzentrationsabhängig verteilt. Die schon im vorhergehenden Abschnitt besprochene alternative Entwicklungsleistung wird in der Abb. 16 besonders deutlich.

Die Furchung läuft also im zweiten Zyklus im allgemeinen synchron mit den Kontrollen ab. Dagegen wird sie bei Nachi-Behandlung (Abb. 2) vorzugsweise im Stadium II/6 gehemmt. Colch vermag wie Phechi die Verformung der CD-Zelle nicht zu beeinträchtigen. Die unterschiedliche Wirkung von Phechi und Nachi wird aber noch in anderer Hinsicht deutlich: Bei den Konzentrationen 1 : 30 M und 1 : 35 M, bei denen Phechi nicht mehr auf die Furchung einwirkt, geht diese in den meisten Fällen abnorm weiter und führt zu „Blastulae" (s. Abb. 15). Bei Nachi dagegen, wo bei der Konzentration 1 : 15 M über 90% der Keime gleichzeitig mit den Kontrollen die C-Zelle abschnüren, bilden sich laut Abb. 1 40% „Blastulae", während sich bereits 60% der Keime zu normalen Würmern entwickeln. Ob die später zu beschreibende Destruktion der Mitosestrukturen, die häufig bei Keimen der Konzentrationsstufen 1 : 30 M und 1 : 35 M gefunden wird (s. S. 116), allein für die atypische Furchung verantwortlich ist, kann nicht entschieden werden. Jedenfalls sind im Gegensatz zu Nachi die Hemmungswirkungen von Phechi auf die Zelloberfläche relativ schwach.

Sehr ausgesprochen beeinflusst es dagegen die Kernstrukturen und das Furchungsmuster.

4. *Die Oberflächentätigkeit bei den verschiedenen Hemmungstypen.*

Wir haben festgestellt, dass die Vorgänge der Plasmateilung durch Phechi wesentlich weniger beeinträchtigt werden als durch Nachi. Dieses hemmt, wie wir sahen, die Oberflächentätigkeit weitgehend und zwar auch dann noch, wenn der Kernapparat wieder normal funktioniert. Im Gegensatz zu den mit Nachi behandelten Keimen wird durch Phechi die Oberflächenunruhe viel weniger gehemmt. Im folgenden sei nun die Rindentätigkeit der in Tab. IV gegebenen Hemmungstypen dargestellt und mit den Verhältnissen bei Nachi verglichen.

a) *Hemmungsstufen bei teilungsunfähigen Einzellern.*

Bei 12 Keimen (= 34%) der starken Konzentrationen 1 : 8 M und 1 : 12 M blieb die Oberflächenunruhe völlig aus. Bei Nachi-Behandlung unterblieb sie etwa gleich häufig, nämlich in 30% der Fälle. Ebenfalls relativ selten sind die Keime, die sich nur schwach verformten („eckige Keime"). Bei den Konzentrationen 1 : 14 M, 1 : 16 M und 1 : 18 M traten 7 (= 19%) solche Keime auf, während Nachi 47% der Keime gleich stark hemmte. Fast die Hälfte, nämlich 17 Keime (= 47%) zeigten im Konzentrationsintervall 1 : 8 M bis 1 : 18 M eine normale Protuberanzenbildung. Bei Nachi dagegen waren es nur 23%. Die Oberflächenunruhe setzte immer zur gleichen Zeit ein wie bei den Kontrollen und dauerte in der Regel auch gleich lang wie bei diesen. Nur selten wurde sie so stark verlängert wie durch Nachi.

b) *Gehemmte Furchung bei normaler Protuberanzenbildung.*

Relativ wenige Keime (max. 17% pro Konz.-Stufe) blieben als unvollständige Zweizeller stehen. Bei Nachi-Behandlung waren es max. 36% pro Konzentrationsstufe. Im Gegensatz zur Nachi-Behandlung ist hier die Anlage oder die unvollständige Abschnürung von AB-Zellen immer mit starker, zuweilen etwas unregelmässiger Protuberanzenbildung verbunden. Bei den entsprechenden mit Nachi behandelten Keimen war dagegen die Protuberanzenbildung meist etwas gehemmt (s. S. 77 f).

Beiden Chinonen gemeinsam ist, dass sie die Furchung während der Abschnürung von AB-Zellen blockieren können. Aber die Zahl der unvollständigen Zweizeller ist bei Phechi wesentlich geringer. Weiter

bilden sich nie die für Nachi typischen inversen AB-Zellen. Die schwach gehemmte Oberflächenruhe erinnert an die Reaktionen auf Colch.

c) *Die Hemmungsstufen der Zweizeller.*

Alle Keime, die das Zweizellenstadium erreichten, bildeten normale Protuberanzen. Die AB-Zelle wurde immer rechtzeitig abgeschnürt. 15 Keime (= 12%) erreichten das Zweizellenstadium eben noch und blieben dann in der Interphase stehen, ohne sich weiterhin zu verformen. 3—5 Stunden nach Behandlungsbeginn schrumpften sie meist. Unter der Oberfläche erschienen Vacuolen und oft verlagerten sich die Polplasmen abnorm. In vielen Fällen entmischten sich Plasma und Dotter vollständig (Abb. 19 *c*). Die übrigen 108 Keime (= 88%) traten in den zweiten Zyklus ein. Wie aus der Abb. 16 hervorgeht, erreichten sie meist gleichzeitig wie die Kontrollen das Stadium II/7. In diesem Stadium wurde eine Gruppe von Versuchskeimen konserviert. Eine weitere Gruppe, die noch während längerer Zeit beobachtet wurde, zeigt, dass die synchrone Furchung bis zum Stadium II/7 nichts darüber aussagt, ob die dritte Zelle wirklich abgeschnürt werden kann. Die Furchung kann vielmehr noch im Stadium II/7 bis II/8 verzögert oder blockiert werden.

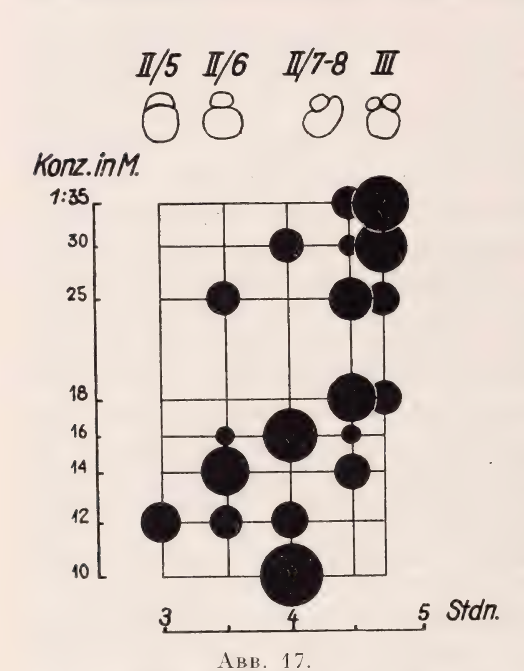


ABB. 17.

Die Furchungshemmung in der Endphase des zweiten Zyklus unter dem Einfluss von Phenanthrenchinon. (Art der Darstellung siehe Abb. 2 und 16. Nähere Erläuterungen im Text.)

Die Abb. 17 gibt einen Ueberblick über die verzögerte Furchung in der Endphase der zweiten Teilung. Sie vereinigt alle Versuchskeime, die erst dann fixiert wurden, als die zugehörigen Kontrollen ihre C-Zellen abgeschnürt hatten. Zum Unterschied zur Abb. 16 wurde also hier das Dreizellenstadium der Kontrollen als Bezugsstadium gewählt. Es zeigt sich, dass das Stadium II/8 mit abnehmender Konzentration häufiger erreicht wird. Während die Keime, die in den Stadien II/5 und II/6 stehen blieben, als endgültig blockiert angesehen werden dürfen, sind die in der Rubrik II/7 (Abb. 16) zusammengestellten Keime noch nicht

an der Grenze ihrer Leistungsfähigkeit angelangt. Viele von ihnen verformten sich weiter und vermochten das Stadium II/8 zu erreichen. Entweder kann es sich um solche Keime handeln, die das Dreizellenstadium stark verspätet noch erreichen, oder um solche, die tatsächlich teilungsunfähig bleiben. Bei den letzteren verformte sich die CD-Zelle übermässig stark. (Abb. 18). Es kann also hier nicht wie bei Nachi- Behandlung eine zu geringe Oberflächenvergrösserung dafür verantwortlich gemacht werden, dass die Furchung unterbleibt. Es müssen andere Faktoren sein, die eine Plasmateilung verunmöglichen. Die übermässige Deformation der CD-Zelle wird auch durch Colch hervorgerufen (Woker 1944).

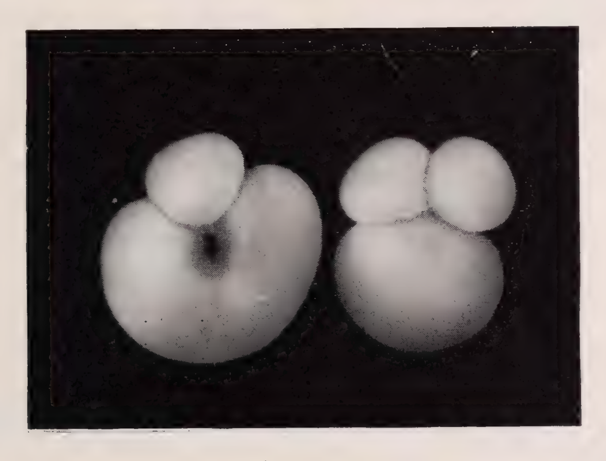


Abb. 18.

Links Versuchskeim, dessen CD-Zelle sich übermässig verformte ohne eine Furche bilden zu können (Konz. 1: 25 M). Der zugehörige Kontrollkeim hat das Dreizellenstadium erreicht.

Zusammenfassend halten wir fest: Phechi bremst die Protuberanzenbildung im ersten Zyklus nur geringfügig. Die Furchung kann aber trotzdem unterbleiben. Es entstehen so teilungsunfähige Einzeller oder seltener unvollständige Zweizeller. Im zweiten Zyklus wiederholt sich das Bild. Obwohl sich die CD-Zellen meist normal verformen, werden die C-Zellen in vielen Fällen nicht abgeschnürt. Auch wenn sich also die Zelloberfläche genügend vergrössern kann, ist die Furchung noch nicht gewährleistet. Bei Nachi liegen die Dinge anders. Es behindert die Oberflächenvergrösserung sehr stark. Sobald sich jedoch die CD-Zelle genügend vergrössern kann, so wird auch die C-Zelle

abgeschnürt. Dies führt zur Annahme, dass die Plasmateilung in zwei Phasen zerfällt, die auf die beiden Chinone verschieden reagieren: 1. die telophasische Oberflächenvergrösserung, die stark durch Nachi und weniger oder gar nicht durch Phechi und Colch behindert wird. 2. Die Furchenbildung oder die eigentliche Zelldurchschnürung, die weniger von Nachi und viel stärker von Phechi und Colch betroffen wird.

5. *Die Beziehungen zwischen den Störungen des Kernapparates und der Oberflächentätigkeit.*

Wie gezeigt wurde, vermag Phechi ähnlich wie Nachi die Furchung zu verzögern oder zu blockieren. Immerhin unterscheiden sich die mit Phechi behandelten Keime wesentlich von den mit Nachi behandelten durch ihre stärkere Oberflächentätigkeit, die nahezu so lebhaft ist, wie diejenige mit Colch behandelter Keime. Es fragt sich nun, ob die äusserlich ähnlichen Wirkungsbilder zustandekommen, indem der Mitoseapparat durch Phechi gleich oder ähnlich gestört wird, wie durch Nachi. Weiter ist zu prüfen, wie die zytologischen Effekte, die durch Phechi hervorgerufen werden, das Bild ergänzen und erweitern, das von der Physiologie der Furchung im Abschnitt über die Nachi-Wirkung entworfen wurde.

Den vier Keimklassen von Tabelle IV können die folgenden zytologischen Störungen zugeordnet werden:

a) *Bei teilungsunfähigen Einzellern.*

aa) Ohne Chromatin und ohne Spindelapparat.

Von den 36 blockierten Einzellern sind 19 (= 53%) „leer“. Die Chromosomen lösten sich im Laufe der 3—4 — stündigen Behandlung auf. Die „leeren“ Keime zeigten keine oder nur sehr schwache Oberflächenunruhe (s. S. 103). Sie wurden spätestens in der Anaphase blockiert. Sicher haben sich keine Ruhekerne aufgelöst, denn es wird sich gleich zeigen, dass diese gegenüber Phechi bedeutend widerstandsfähiger sind als freie Chromosomen. Wie bei Nachi-Behandlung erfolgte dann keine stärkere Oberflächenunruhe, wenn der Kernphasenwechsel nicht bis zur Telophase ablaufen konnte.

Das Endoplasma war erhöht beweglich, was sich in der abnormen Lagerung der Polplasmen äussert (Abb. 19 *a* und *b*).

bb) Mit Ruhekernen.

Von den übrigen 17 Keimen (= 47%) besitzen 4 einen, 12 zwei und 3 einen oder zwei mehrfach fragmentierte Ruhekerne. Sie liegen meist in Plasmainseln und sind stets von Vacuolen umgeben (Abb. 20 *a*, *b* und *c*). Aus der abnormen Lage der Kerne und der Verteilung der Polplasmen kann wiederum geschlossen werden, dass sich das Endoplasma stark bewegt hat. Kerne und Kernfragmente sind von stark

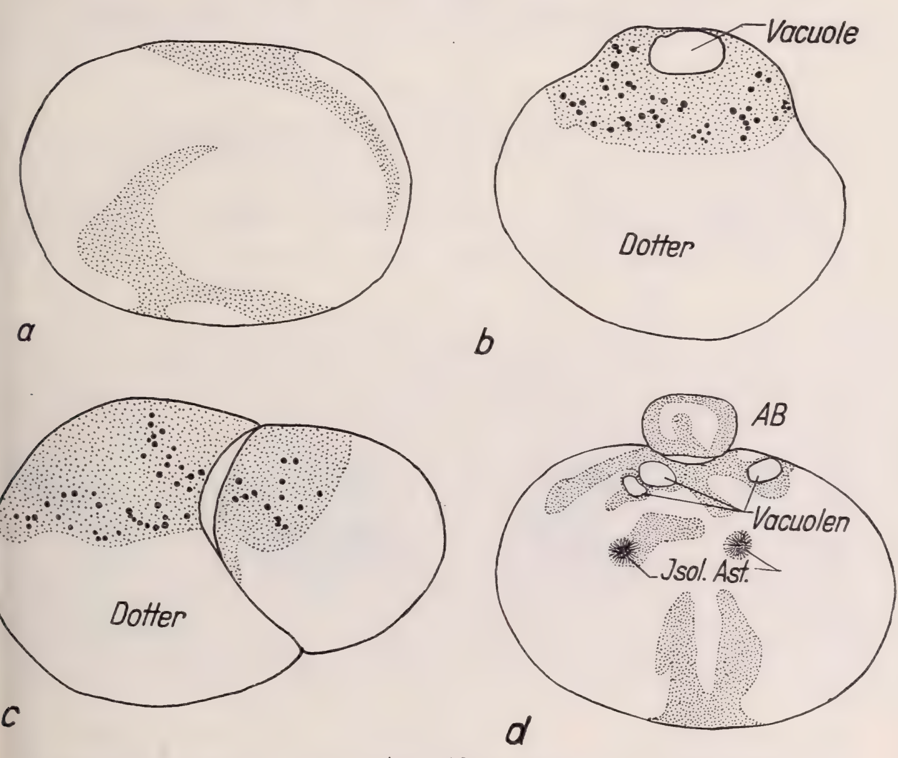


Abb. 19.

Plasmatische Störungen blockierter Ein- und Zweizeller unter dem Einfluss von Phenanthrenchinon.

a) Die Polplasmen wurden durch rotierende Bewegungen des Endoplasmas disloziert (Phechi *d* I/6 Vk 20 c_3 18).

b) Vollständige Entmischung von Plasma und Dotter bei einem Einzeller. In der Plasmakalotte hat sich eine grosse Vacuole gebildet (Phechi *d* I/6 Vk 18 a_3 16).

c) Vollständige Entmischung von Plasma und Dotter bei einem blockierten Zweizeller. Der Dotter ist unter der Schwerewirkung abgesunken (Phechi *d* I/6 Vk 18 a_1 16).

d) Abnorme Verteilung des Polplasmamaterials und Vacuolenbildung bei einem blockierten Zweizeller. Die AB-Zelle ist abnorm klein und dotterarm, in der CD-Zelle liegen isoliert die beiden Asteren der aufgelösten Metaphasespindel (Phechi *d* I/6 Vk 20 b_3 18).

variabler Grösse. Sie sind nie blasig wie normale Ruhekerne Ihr Gefüge ist ± gleichmässig verdichtet. Die oft unscharfen Konturen lassen vermuten, dass sich hier Auflösungsvorgänge abspielten (Abb. 21 *a-d*).

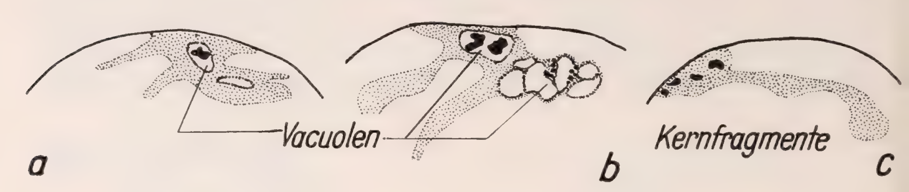


Abb. 20.

Die Kernverhältnisse bei teilungsunfähigen Einzellern.

a) Versuchskeim mit einem einzigen, vermutlich tetraploiden Ruhekern (Phechi *d* I/6 Vk 12 b_3 12).

b) Versuchskeim mit zwei in einer gemeinsamen Vacuole liegenden Ruhekernen. Das Polplasma ist abnorm gelagert und teilweise vakuolisiert (Phechi *d* I/6 Vk 9 b_3 12).

c) Versuchskeim mit Kernfragmenten (Phechi *d* I/6 Vk 7 d_3 8).

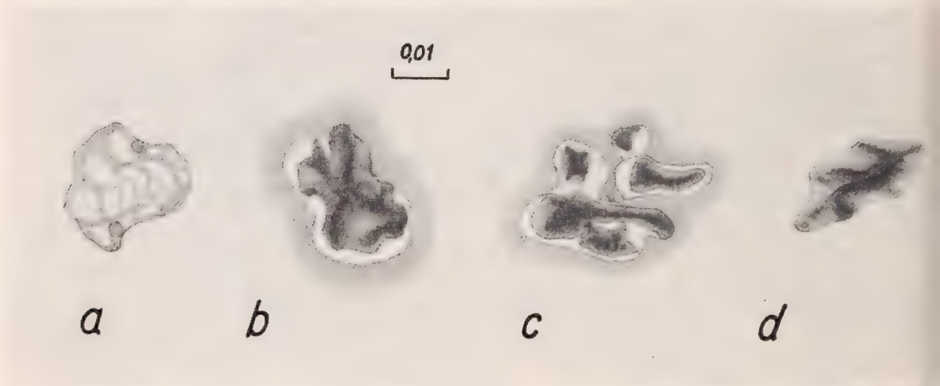


Abb. 21.

Die Veränderung der Ruhekerne unter dem Einfluss von Phenanthrenchinon.

a) Blasiger Ruhekern eines unbehandelten Zweizellers (Phechi *d* I/6 Ko 9_2).

b) Blockierter Ruhekern mit dichtem Gefüge. Er liegt in einer Vacuole (Phechi *d* I/6 Vk 20 a_1 18).

c) Fragmentierter Ruhekern eines blockierten Zweizellers (Phechi *d* I/6 Vk 9 b_1 12).

d) Ruhekern mit starken Auflösungserscheinungen. Die Konturen sind teilweise undeutlich (Phechi *d* I/6 Vk 15 c_1 14).

In Fällen, wo nur ein Ruhekern vorhanden ist, handelt es sich vermutlich um Tetraploidie. Doch kann das aus der Kerngrösse nicht mit Sicherheit geschlossen werden, weil die Kernveränderung ein sehr variables Bild schafft.

b) *Bei unvollständigen Zweizellern.*

Die unvollständigen Zweizeller, die bei Phechi-Behandlung stark zurücktreten, zeigten alle starke Oberflächenunruhe. Die angelegten oder die unvollständig abgeschnürten AB-Zellen sind von ebenso variabler Grösse wie bei Nachibehandlung. Wie dort bildeten sich verschieden tiefe Furchen. Von den 14 zytologisch untersuchten Keimen dieser Klasse besitzen 13 einen oder zwei Ruhekerne, die sich nicht von jenen blockierter Einzeller unterscheiden (Abb. 22 *a* und *b*). Ein Keim ist „leer". Es ist nicht sicher, ob sich hier ausnahmsweise die Telophasekaryomeren oder die Ruhekerne auflösten.

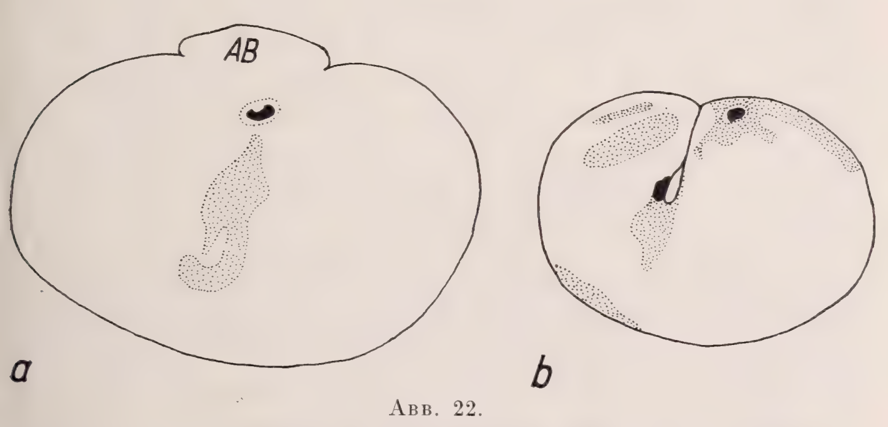


ABB. 22.

Typen unvollständiger Zweizeller.

a) Versuchskeim mit schwach angefurchter AB-Zelle. Die Furchungszone ist verschoben. In einer Vakuole liegt ein einziger, vermutlich tetraploider, Ruhekern (Phechi *d* I/6 Vk 12 a_2 12).

b) Versuchskeim mit tiefer, einseitiger Furche. Der rechte Ruhekern wurde verfrachtet (Phechi *d* I/6 Vk 20 b_3 18).

Vergleicht man die Resultate mit den Befunden bei Nachi-Behandlung, so fällt auf, dass hier alternativ nur zwei Störungstypen vorkommen: entweder Stop in der Meta- oder Anaphase und Auflösung der Chromosomen bei fehlender Oberflächenunruhe oder Stop in der Interphase des ersten Zyklus bei normaler Protuberanzenbildung. Bei Nachi-Behandlung dagegen kann die Mitose auch in der Telophase blockiert werden (s. S. 83). Ausserdem stellten wir dort verschiedene Grade der Oberflächenunruhe fest. Aus dieser Tatsache habe ich geschlossen, dass Nachi direkt an der Eirinde angreift und ihre Beweglichkeit beeinträchtigt. Wie gezeigt werden

konnte, verändert sich die Eirinde unter dem Einfluss von Nachi, indem sie sich kontrahiert (s. S. 21 *f*). Zur gleichen Annahme führen die Keime mit invertierter AB-Zelle, bei denen die Eirinde ebenfalls sichtbar versteift ist (s. Abb. 4 *a*). Phechi dagegen beeinträchtigt die Beweglichkeit der Eirinde offensichtlich nicht oder ganz geringfügig. Die Oberflächenunruhe ist normal, sobald die erste Kernteilung bis zur Telophase fortschreiten kann, d. h. sobald die Rindentätigkeit angeregt wird. Keime mit sichtbar veränderter Eirinde (partielle Kontraktion, invertierte AB-Zellen) konnte ich hier nie beobachten. Wenn nun die Plasmateilung gleichwohl unterbleibt, so müssen andere Funktionen der Eirinde gestört sein. Bei den Versuchen mit Nachi hat sich gezeigt, dass die Eirinde ein weitgehend autonom funktionierendes System ist. Wie nämlich gefunden wurde, kann sie auch bei gehemmter Oberflächenunruhe und bei gestörten endoplamatischen Verhältnissen unvollständige Furchen bilden (s. S. 88). Phechi dagegen stört die Oberflächenunruhe nicht. Gleichwohl ist die Fähigkeit der Rinde, Furchen zu bilden, viel geringer als bei Nachi-Behandlung. Das ist wohl der Grund, weshalb die unvollständigen Zweizeller bei Phechi-Behandlung relativ selten sind. Durch Phechi wird vermutlich die Verschieblichkeit der Rindenelemente abnorm erhöht und gleichzeitig ihre Kontraktionsfähigkeit in der zweiten Furchungsphase vermindert. Wie gezeigt wurde, führen die Phechi-Effekte im zweiten Teilungszyklus zu den gleichen Schlüssen (s. S. 105).

c) Bei Keimen mit verzögerter oder unterbleibender Abschnürung der C-Zelle.

Noch deutlicher liess sich die Phechi- Wirkung bei Keimen erfassen, die in den zweiten Furchungszyklus eintraten und in dieser Phase konserviert wurden. Ich untersuchte 123 Versuchskeime (Rubrik II, Tab. IV), die rechtzeitig eine AB-Zelle abschnürten, in der Folge jedoch entweder blockiert wurden oder zur zweiten Furchungsteilung anliefen. Ich konservierte sie 3—5 Stunden nach Behandlungsbeginn (Stad. II/7-IV der Kontrollen).

Die folgenden Störungstypen, die in der Tabelle VI zusammengestellt sind, lassen sich unterscheiden:

TABELLE VI.

Die Kernverhältnisse bei den Zweizellern mit unterbleibender oder verzögerter Abschnürung der CD-Zelle (Entwicklungsstufe II der Tabelle IV).

Konzentration	Anzahl Keime	1 AB 0 CD 1	2 AB 0 CD 2	3 AB 1 CD 1	4 AB 1 CD 0	5 AB 0 CD 0	6 AB 1 CD 1m
1 : 8 M	2	—	—	—	2	—	—
1 : 12 M	14	—	2	2	6	4	—
1 : 14 M	8	—	—	2	—	6	—
1 : 16 M	25	2	—	—	3	14	6
1 : 18 M	16	1	1	2	3	1	8
1 : 22 M	5	1	—	—	—	—	4
1 : 25 M	22	1	—	1	1	—	19
1 : 30 M	17	—	—	—	—	—	17
1 : 35 M	13	—	—	—	—	—	13

(Weitere Erläuterungen siehe Text.)

aa) Bei Zweizellern, die in der Interphase blockiert wurden.

Bei den kernhaltigen blockierten Einzellern konnte unterschieden werden zwischen Keimen mit mehreren geschädigten Ruhekernen bezw. Kernfragmenten und Keimen mit einem einzigen, geschädigten Ruhekern. Von diesen beiden Typen leiten sich die in der Interphase blockierten Zweizeller ab. Je nach der Kernzahl und der Verteilung der Kerne auf die beiden ersten Blastomeren ergeben sich die folgenden Fälle:

1. Die AB-Zelle ist kernlos, die CD-Zelle enthält einen Ruhekern (AB o/CD 1, Tab. VI). Dieser Typ leitet sich von den blockierten Einzellern oder den unvollständigen Zweizellern mit nur einem Ruhekern ab (Kernphasenwechsel in der Aequatorialplatte, Tetraploidie ?). Im Gegensatz zu diesen konnte die Furchung eben noch ablaufen (Abb. 23 *a*). Das gleiche gilt für Nachi (s. Tab. III). Sobald der Kernphasenwechsel vor sich geht, kann demnach ein Keim normal furchen, auch wenn die Mitose vollständig unterdrückt wird. Berücksichtigt man ferner, dass bei den blockierten Zweizellern die Strukturen des Endoplasmas immer gestört sind, so bleibt als leistungsfähiges System nur noch die Eirinde, die offenbar die Abschnürung der AB-Zelle herbeiführt (s. S. 114 ff.).

2. Die AB-Zelle ist kernlos, in der CD-Zelle liegen zwei Ruhekerne (AB o/CD 2, Tab. VI). Wie bei vielen blockierten Einzellern lief hier die Mitose normal bis zur Interphase ab. Weil jedoch die Lagebeziehung zwischen Furchungszone und Spindeläquator aufgehoben wurde, blieben die beiden Ruhekerne in der CD-Zelle liegen und wurden, da sich das Endoplasma abnorm bewegte, verfrachtet (Abb. 23 *b*). Dasselbe wurde

bei Nachi-Behandlung beobachtet (s. Tab. III). Wie dort, so sind auch hier abnorm kleine, kernlose AB-Zellen relativ selten. Von den drei hier beschriebenen Keimen besitzt nur einer eine sehr kleine AB-Zelle. Bei den andern zwei ist sie normal.

3. Beide Zellen sind normal bekernt (AB/1/ CD 1, Tabl. VI). Kern- und Plasmateilung waren hier normal. Die Kerne sind jedoch so stark geschädigt, dass sie sich nicht mehr weiterteilen konnten. Sie sind gleich verändert, wie jene der blockierten Einzeller (s. S. 107). In einigen Fällen sind sie in Fragmente zerfallen (Abb. 23 *c*).

Die Polplasmen bieten ein sehr manigfaltiges Bild. Sie wurden in kleinere und grössere Inseln aufgeteilt oder sie durchziehen das dotterhaltige Plasma in feinen Schlieren. Häufig sind Plasma und Dotter

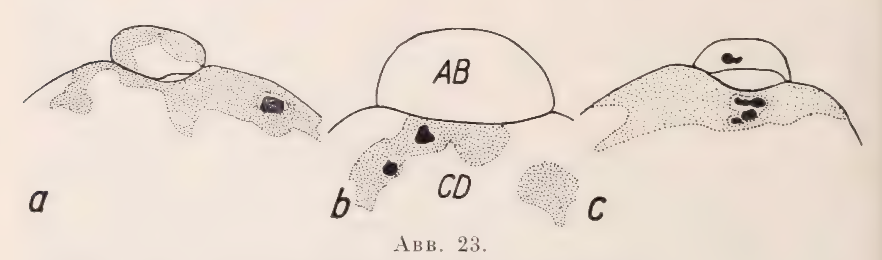


Abb. 23.

Die Kernverteilung bei blockierten Zweizellern.

a) Versuchskeim mit einem einzigen, tetraploiden (?) Ruhekern. Die AB-Zelle ist abnorm klein und kernlos (Phechi *d* I/6 Vk 20 a_1 18).

b) Versuchskeim mit zwei Ruhekernen in der CD-Zelle und kernloser AB-Zelle (Phechi *d* I/6 Vk 9 d_2 12).

c) Versuchskeim mit einem Kern in der AB-Zelle und drei Kernfragmenten in der CD-Zelle (Phechi *d* I/6 Vk 9 b_1 12).

Man beachte die unregelmässige Lagerung der Polplasmen.

vollständig entmischt. Kleine AB-Zellen bestehen fast immer aus dotterfreiem Plasma. Kleinere und grössere Vacuolen sind fast regelmässig zu beobachten (Abb. 19 *d*).

Die in der Interphase gestoppten Zweizeller zeigten keine oder nur sehr schwache Oberflächenunruhe. Wie wir sehen werden, ist sie nur bei Keimen zu beobachten, die in den zweiten Kernteilungszyklus eintreten können. Da die Kerne keine Tendenz zeigten, sich zu teilen, kann auch keine wesentliche Oberflächentätigkeit erwartet werden.

bb) Bei Zweizellern, die in der Metaphase des zweiten Zyklus blockiert wurden.

Die nachfolgend beschriebenen Störungen machen deutlich, dass der Wirkungsmechanismus der beiden karyoklastisch und destruktiv wirkenden Antimitotika Phechi und Colch weitgehend verschieden sind, obwohl die beiden Stoffe, grob gesehen, zu ähnlichen Effekten führen.

4. In der AB-Zelle liegen ein Ruhekern oder pyknotische Chromosomen, die CD-Zelle ist kernlos (AB 1/CD o, Tab. VI). Bei schwächerer Störung traten die Kerne in der AB- und in der CD-Zelle in die Metaphase des zweiten Zyklus. Wie sich schon im ersten Zyklus gezeigt hat, lösen sich die Metaphasechromosomen rascher auf als die Ruhekerne. Wenn sich nun in der CD-Zelle der mitotische Kern bildet, so löst er sich sofort auf. Der Kern in der AB-Zelle dagegen, der sich immer später zu teilen beginnt, bleibt entsprechend länger erhalten.

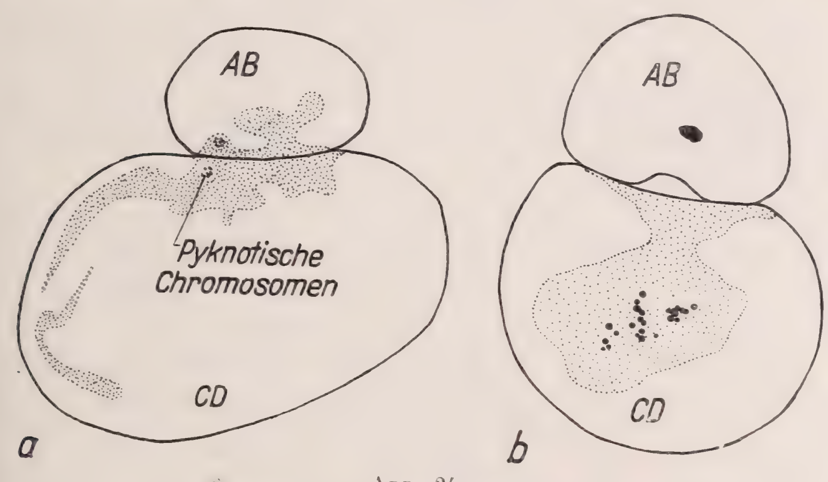


Abb. 24.

Phenanthrenchinon-Effekte im zweiten Zyklus.

a) Versuchskeim, bei dem sich die Metaphasespindel gleich nach ihrer Bildung wieder aufgelöst hat. Die noch sichtbaren Aequatorialplatten sind stark pyknotisch. Der Deformationsgrad der CD-Zelle entspricht der Anaphase (Phechi *d* I/6 Vk 20 b_2 18).

b) Versuchskeim mit asymmetrisch deformierter CD-Zelle. Spindel und Chromosomen haben sich aufgelöst. In der AB-Zelle liegt ein blockierter Ruhekern (Phechi *d* I/6 Vk 11 a_2 12).

Sofern sich schon Chromosomen gebildet haben, sind diese pyknotisch. Bei wenigen Keimen, die ich auch hierher rechne, fand ich auch in der CD-Zelle letzte, winzige Reste von pyknotischen Chromosomen (Abb. 24 *a*). Phechi wirkt also vor allem in der Metaphase karyoklastisch.

Anders liegen die Verhältnisse beim Colch. Dort ist es vor allem die Interphase, in welcher die Kerne vorerst pyknotisch und später aufgelöst werden (Luescher 1945).

Parallel mit der Auflösung der Metaphasechromosomen läuft der Abbau der Gelstrukturen von Spindel und Asteren. Neben Keimen, bei denen der Spindelapparat vier Stunden nach Behandlungsbeginn schon weitgehend verschwunden ist (Abb. 24 *a* und *b*), kommen solche vor, bei denen die Spindeln nicht mehr

sichtbar, die Asteren dagegen noch erhalten sind (Abb. 19 *d* und 25 *a*). Diese liegen isoliert irgendwo in der CD-Zelle. Der Spindelapparat ist also kein einheitliches Gebilde. Er setzt sich vielmehr aus der gegenüber Phechi empfindlicheren Spindel und den resistenteren Asteren zusammen. Zum gleichen Ergebnis gelangte Chambers (1924), der gezeigt hat, dass Spindel und Asteren auch gegen mechanische Eingriffe verschieden empfindlich sind.

5. Beide Zellen sind kernlos (AB o/ CD o, Tab. VI).

Wie schon erwähnt, gelangt der AB-Kern später in die Metaphase als der CD-Kern. Weil Phechi erst in der Metaphase angreift, so bleibt der erstere länger erhalten. Konserviert man die Keime erst, nachdem er ebenfalls die Metaphase erreichte, so sind sie „leer". Zwischen den Kerntypen AB 1/ CD o und AB o/ CD o besteht somit nur ein gradueller Unterschied.

Beiden Typen gemeinsam ist, dass sich die CD-Zellen synchron mit den Kontrollen deformierten, obwohl der Kern und die Mitosestrukturen sich frühzeitig auflösten und die Strukturen des Endoplasmas abnorm sind (erhöhte Beweglichkeit, Vacuolen). Als Träger der Oberflächenunruhe bleibt nur die Eirinde übrig, deren Elemente sich ungestört gegeneinander verschieben können.

Bei Nachi habe ich aus der gehemmten Oberflächentätigkeit geschlossen, dass die Eirinde funktionell selbständig sein muss (s. S. 88). Die Befunde bei Phechi-Behandlung scheinen mir den komplementären Beweis für diese Ansicht zu liefern. Hier funktioniert die Rinde tatsächlich noch teilweise normal, während die mitotischen Kerne, der Spindelapparat und das Endoplasma völlig der destruktiven Wirkung des Phechi erliegen.

cc) Die Mitosestörungen in zweiten Zyklus.

Während bei Nachi in Konzentrationen, welche die Furchung noch blockieren, die Mitosen schon normal ablaufen können, werden die Mitosestrukturen durch Phechi auch dann noch erheblich gestört, wenn die Furchung in vielen Fällen nicht mehr behindert ist. Hier erreicht die selektive Wirkung von Phechi ihr Maximum.

6. Beide Zellen besitzen mitotische Kerne (AB 1/CD 1*m*, Tab. VI).

Bei schwächerer Störung lösen sich die Metaphasechromosomen im laufe der 3—4 — stündigen Behandlung nicht auf. Der Spindelapparat ist aber noch stark geschädigt. In der CD-Zelle beobachtete ich die folgenden Abnomitäten: Bei stark gestörten Keimen ist der Spindelapparat in seine Elemente zerfallen. Neben zwei isolierten Asteren findet sich eine pyknotische Aequatorialplatte, die von faserigem Plasma umgeben ist (Abb. 25 *a*). Etwas weniger geschädigt sind Keime mit einem kleinen Spindelrest und ebenfalls isolierten Asteren (Abb. 25 *b*).

Oftmals sind die Spindeln erhalten und die Asteren sitzen noch fest an den Spindelpolen. Die Spindelfasern sind sehr spärlich und die Aequatorzone ist aufgelockert oder aufgesprengt. Dann liegen die

Metaphasechromosomen zerstreut in dem stark vacuolisierten Plasma, das solche Spindeln immer umgibt (Abb. 25 *c*). Alle Keime, welche die beschriebenen Störungen zeigen, wurden in der Metaphase blockiert. Dagegen lief die Oberflächenunruhe bis zum Stadium II/7-II/8 normal ab (Abb. 24 *a* und *b*, 25 *a-c* und 26 *b* und *d*) [1].

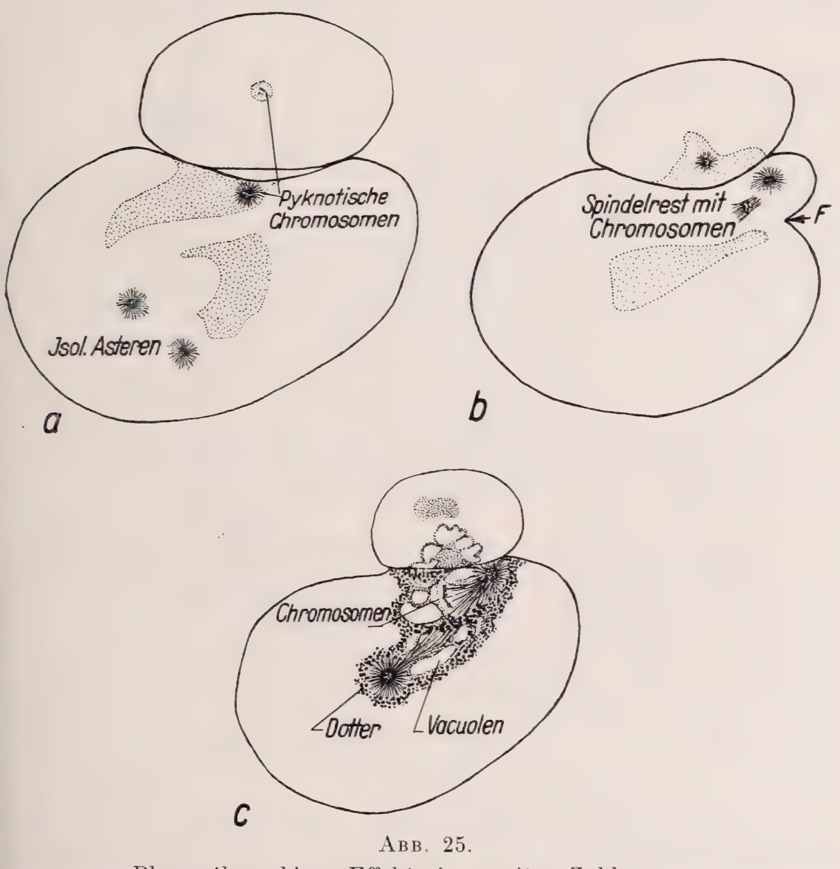


ABB. 25.

Phenanthrenchinon-Effekte im zweiten Zyklus.

a) Versuchskeim mit normal deformierter CD-Zelle. An Stelle der Spindel ungibt eine Plasmastrahlung die pyknotische Aequatorialplatte. Daneben zwei isolierte Asteren (Phechi *d* I/6 Vk 19 b_3 18).

b) Versuchskeim mit abnorm angelegter Furche (F) an der CD-Zelle. Die Spindel ist reduziert. Die Asteren haben sich abgelöst (Phechi *d* I/6 Vk 25 b_5 25).

c) Versuchskeim mit normal deformierter CD-Zelle. Die Kernteilung wurde in der Metaphase blockiert. Die Spindel ist aufgesprengt und von vacuolisiertem Plasma umgeben (Phechi *d* I/6 Vk 27 b_2 25).

---

[1] Vergl. Abb. 16.

Bei der Konzentration 1: 30 M kommen erstmals normale oder doch wenig gestörte Spindeln vor. Ihre Lage ist oft abnorm. Sie können im Innern der CD-Zelle liegen, oder sie sind bis zu 90° aus ihrer normalen Lage gedreht. Die gleichen Bilder entstehen auch bei schwächster Nachi-Wirkung. Typisch für Phechi ist dagegen, dass sich die Asteren in der Prophase an der Eirinde anheften, wobei sich die Spindeln während der Anaphasestreckung halbkreisförmig gegen das Zentrum der CD-Zellen vorwölben.

d) *Die Dreizeller.*

Zwei von den drei Keimen, die bei der Konzentration 1: 16 M (s. Tab. IV, Rubr. III) eine C-Zelle abzuschnüren vermochten, sind kernlos. Der dritte besitzt in der D-Zelle einen winzigen Rest pyknotischer Chromosomen (Abb. 26 *c*). Die Keime derselben Serie, die im Zweizellenstadium fixiert wurden, sind ebenfalls kernlos. Daraus ergibt sich, dass die Mitose in der Metaphase blockiert wurde. Trotzdem vermochten die Keime den begonnenen Teilungsschritt zu beenden. Leere Keime können sich also im zweiten Zyklus nicht nur normal deformieren, sie können sich unter Umständen auch normal teilen. Bedingung ist lediglich, dass die Mitose anläuft. Die Eirinde ist in diesen Fällen die einzige Zellkomponente, die funktionstüchtig blieb.

12 der übrigen 29 Dreizeller (s. Tab. IV) sind normal bekernt und lassen auch sonst keine Schäden erkennen.

Für die Phechi-Wirkung ergibt sich demnach ein völlig anderes Bild als für Nachi. Phechi wirkt viel stärker destruktiv auf den Kernapparat als Nachi. Entweder lösen sich die Kerne der ersten oder dann jene der zweiten Metaphase auf. Die Ruhekerne sind resistenter als die freien Chromosomen. Beim Colch trifft gerade das Gegenteil zu. Dort löst sich der Kern vor allem in der Interphase oder in der frühen Prophase auf (Luescher, 1945). Bei stärkster Nachi-Wirkung werden die Chromosomen höchstens pyknotisch und die Ruhekerne verändern sich nur wenig.

Der Spindelapparat wird durch das Phechi stark betroffen. Bemerkenswert ist, dass er sich bilden kann, um sich gleich wieder aufzulösen. Besonders charakteristisch sind die von der Spindel gelösten Asteren und das vacuolisierte Plasma im Spindeläquator. Weiter fällt die merkwürdig variable Reaktion der Keime auf. Für Nachi haben wir festgestellt, dass es den Spindelapparat im ersten Zyklus nur schwach, und im zweiten Zyklus kaum mehr beeinflusst.

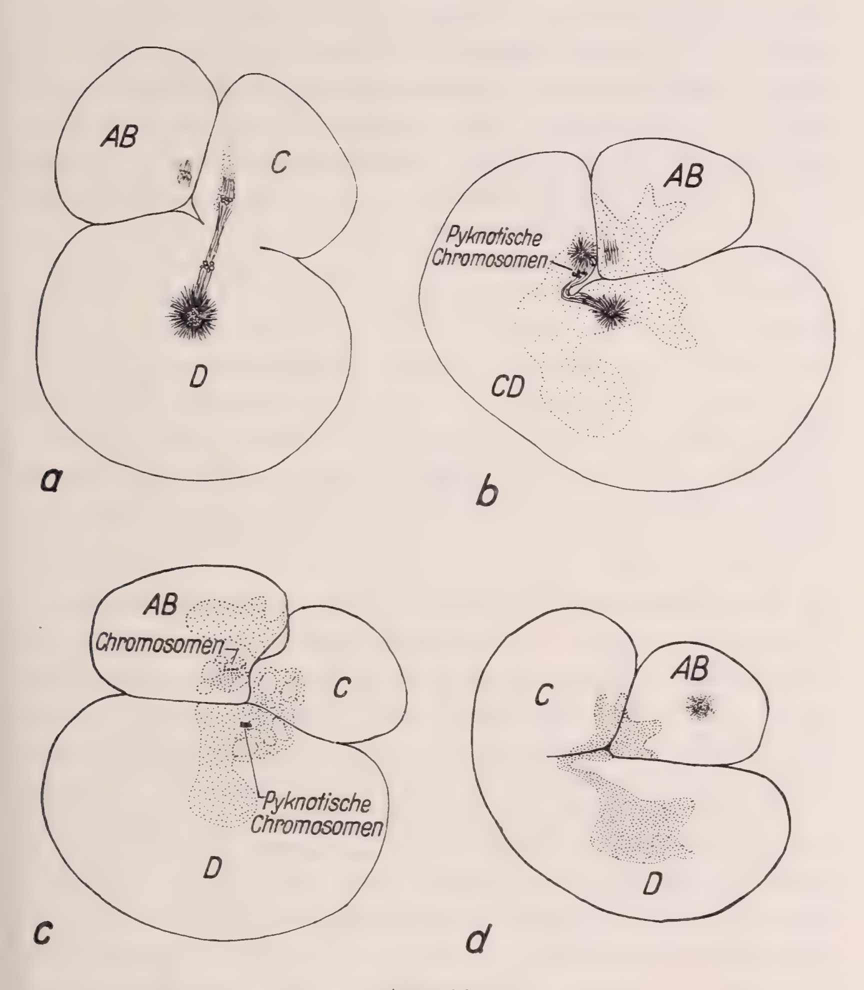


Abb. 26.

Furchungsstörungen in der Endphase des zweiten Zyklus.

a) Kontrollkeim während der Abschnürung der dritten Zelle (Phechi *d* I/6 Ko 25_2).

b) Versuchskeim aus der gleichen Serie wie der Kontrollkeim der Abb. 26 *a*. Die Kernteilung wurde in der Metaphase blockiert. Die CD-Zelle hat sich übermässig deformiert, die Furchenbildung ist jedoch verhindert (Phechi *d* I/6 Vk 25 b_2 25).

c) Versuchskeim, bei dem die Kernteilung ebenfalls in der Metaphase blockiert wurde, dessen CD-Zelle sich jedoch geteilt hat (Phechi *d* I/6 Vk 27 b_3 25).

d) Versuchskeim mit „leerer" CD-Zelle. Diese ist übermässig deformiert, die Furchenbildung ist jedoch verhindert. Zugehörige Kontrollen auf dem Stadium III (Phechi *d* I/6 Vk 23 b_1 20).

Viel weniger als durch Nachi wird die Oberflächenaktivität gestört. Sofern sie im ersten Zyklus ausgelöst wird, läuft sie weitgehend normal ab. Im zweiten Zyklus wird die Deformation nicht wie durch Nachi im Stadium II/6 gehemmt. Trotz normaler, oft etwas übertriebener Oberflächentätigkeit kann jedoch die Furchung unterbleiben. Andererseits können Zweizeller normal furchen, während die Metaphasechromosomen sich auflösen und der Mitoseapparat dem Phechi noch erliegt. Es zeigt sich also hier, wie beim Colch, dass die Plasmateilung stark unabhängig von den Schäden des Kernapparates vor sich geht. Wenn also bei der normalen Furchung die Mitose und die Zellteilung zeitlich aufeinander abgestimmt sind, so sind die beiden Vorgänge nicht zum vornherein auch funktionell voneinander abhängig. Es könnten vielmehr von übergeordneten Zentren aus verschiedene Prozesse synchron gesteuert werden.

6. *Zusammenfassende Erörterung der Dauerbehandlungseffekte.*

Die Wirkungsbreite von Phechi ist etwas grösser (33-fach) als die von Nachi (13-fach). Sie ist also noch rund 36 mal kleiner als die von Colch. Die einzelnen Bereiche überlagern sich wie bei Nachi ziemlich stark. Phechi wirkt stärker zytolytisch als Nachi. Die Zytolyse kommt bis in den Blastula-Bereich hinein vor. Phechi ist demnach toxischer als Nachi. Der antimitotische Bereich ist etwas grösser als der von Nachi. Er überschneidet aber den Bereich, in dem normale Entwicklung möglich ist, nicht. Dementsprechend finden wir wie bei Colch, abgesehen von der Zytolyse, einen rein anormogenetischen Bereich (s. Abb. 15). Bei Nachi dagegen haben wir festgestellt, dass der Blastula-Anteil den 50%-Wert nie übersteigt (s. Abb. 1).

Wie Nachi, so kann auch Phechi die Furchung im ersten Zyklus sofort blockieren. Phechi dringt vermutlich ebenso rasch in die Keime ein wie Nachi. Veranlasst es doch den mitotischen Kern in manchen Fällen sich aufzulösen. In solchen Fällen unterbleibt die Oberflächenunruhe vollständig. Sobald der Kernphasenwechsel vor sich gehen kann, bilden sich normale Protuberanzen und die AB-Zelle wird meist ohne Schwierigkeit abgeschnürt. Unvollständige Zweizeller sind dementsprechend selten. Die für Nachi typischen inversen AB-Zellen entstehen nie. Auch im zweiten

Zyklus wird die Oberflächentätigkeit der CD-Zelle nur wenig gehemmt. Sie ist sogar bei Keimen zu beobachten, deren Mitoseapparat in der Metaphase stehen blieb und sich auflöste. Daraus habe ich geschlossen, dass Phechi die Dehnbarkeit der Eirinde und die lamellare Verschieblichkeit ihrer Elemente nicht verhindert. In vielen Fällen verformt sich die CD-Zelle sogar abnorm stark, wobei die Keime meist nicht furchen können (s. Abb. 26 *b* und *d*). Diese Tatsache erlaubt es, den Furchungsvorgang in zwei Phasen zu zerlegen: zuerst vergrössert sich die Oberfläche und anschliessend bildet sich die Furche, indem sich die Eirinde partiell kontrahiert (s. S. 144). Die erste Phase ist wesentlich weniger empfindlich gegen Phechi als die zweite.

Phechi wirkt somit wie Colch nicht inhibitiv. Beiden Stoffen gemeinsam ist ferner, dass sie tiefgreifende Störungen am chromatischen und am achromatischen Teilungsapparat bewirken. Nachi dagegen ist stark inhibitiv und nur wenig destruktiv. Im einzelnen sind die zytologischen Effekte von Colch und Phechi verschieden. Bei Phechi-Behandlung lösen sich die Asteren von den Spindeln, die Spindelstrukturen verschwinden rasch, während die Asteren länger erhalten bleiben. Die Chromosomen erleiden Pyknose und werden schliesslich aufgelöst. Unter dem Einfluss von Colch dagegen trennen sich die Asteren nicht von den Spindeln. Der Spindelapparat wird im ganzen viel weniger geschädigt. Typisch ist die Colch-empfindliche Vorbereitungsphase der Spindelbildung. Colch wirkt unmittelbar beschleunigend auf den Mitoseablauf, Nachi verzögert ihn und durch Phechi wird die Metaphasespindel, die sich in normalen Tempo gebildet hat, blockiert. Von den bis jetzt am *Tubifex*-Keim genauer untersuchten Stoffen kommt das Stilböstrol (LUESCHER 1945) dem Phechi am nächsten.

III. DER EINFLUSS VON NAPHTHO- UND PHENANTHRENCHINON AUF DIE FURCHUNG BEI KURZBEHANDLUNG MIT STARKEN KONZENTRATIONEN

Vorbemerkungen.

Die Dauerbehandlung vom *Tubifex*-Eiern mit Nachi und Phechi hat, wie wir gesehen haben, typische Wirkungsbilder ergeben. Einmal ändert sich die Entwicklungsleistung der behandelten Keime mit stärker werdenden Konzentrationen. Sie geht von schwach gestörter Normogenese bis zur irreversiblen Blockierung der Keime auf dem Einzellenstadium. Ferner zeigt die Oberflächentätigkeit und die zytologische Struktur der Keime charakteristische Veränderungen, wobei sich die Nachi-Behandlungseffekte scharf von der Phechiwirkung unterscheiden.

Woker (1944) hat für das Colchicin gezeigt, dass eine Behandlung mit starken Lösungen, die nur auf eine kurze Periode beschränkt ist, im grossen Ganzen ähnliche Reaktionen hervorruft, wie eine Dauerbehandlung. So stellte sich auch für das Nachi und das Phechi die Frage, wie weit sich durch Kurzbehandlung der Keime analoge Effekte erzielen lassen, wie mit der Dauerbehandlung.

Um diese Frage zu prüfen, wurden Eier auf dem Metaphasestadium (I 6) verwendet, die für eine bestimmte Zeitspanne (5—90 Min.) in die Chinonlösungen eingebracht und dann in Zuchtlösung weiter beobachtet wurden. Die Keime eines Kokons teilte ich, wie bei der Dauerbehandlung, in Gruppen von 3—4 Keimen und behandelte jede Gruppe während einer andern Zeitspanne. 2—4 Keime dienten jeweils als Kontrollen.

Mit Hilfe der Kurzbehandlung gelingt es, die stofflichen Einflüsse feiner zu dosieren, als das bei der Dauerbehandlung möglich ist. Dementsprechend ist auch das Wirkungsbild differenzierter.

Während bei der Dauerbehandlung das Resultat nach 24 Stunden fest steht, zeigt sich bei der Kurzbehandlung, dass Keime, welche das Stadium 2 *d*—4 *d* (s. Abb. 28 *a*) normal erreichen können, nicht mit Sicherheit Embryonen bilden.

Bei Phechi-Behandlung können sich die Keime noch nach einem Tag erholen und nach vorübergehendem Stop weiter furchen. Diese Verhältnisse müssen bei der Abgrenzung von Störungsbereichen berücksichtigt werden.

Die behandelten Keime lassen sich nach ihrer Entwicklungsleistung durch folgende Kriterien beschreiben:

a) Antimitotischer Bereich.

1. St_I Die Keime werden als Einzeller blockiert.
2. St_{II} Der Stop erfolgt als 2—4 Zeller.
3. St_{V-X} Die Furchung verläuft abnorm und ist stark verlangsamt. In 24 Stunden werden maximal 10 Zellen abgeschnürt, deren Teilungsfähigkeit noch erhalten sein kann. Das Furchungsmuster ist atypisch.

b) Anormogenetischer Bereich.

4. Bl_1 Die Furchung verläuft schon vor dem Stadium 2 *d*—4 *d* abnorm. Es entstehen innerhalb 24 Stdn. „Blastulae“ mit 10—20 Blastomeren, die z.T. weiter teilungsfähig bleiben.
5. Bl_2 Die Keime durchlaufen die Entwicklung bis zum Stadium 2 *d*—4 *d* normal, furchen aber in der Folge zu undifferenzierten Zellkugeln („Blastulae“) weiter.
6. K-Str. Die Entwicklung ist bis zum Keimstreifstadium normal. Das Kopfstadium (Woker, Abb. 16) wird aber nicht erreicht. Es bilden sich morula-artige Zellkugeln mit „Keimstreifresten“.

c) Normalentwicklung.

7. No. Normale Furchung und Embryobildung.

d) Zytolyse.

8. Zy_1 Die Keime zytolysieren innert 24 Stunden.
9. Zy_2 Die Keime zytolysieren nach Ablauf von 24 Stunden.

Das Versuchsergebnis ist auf Grund der gegebenen Kriterien in den Tabellen VII und VIII zusammengestellt. Die Tabellen VII *a* und VIII *a* umfassen das gesamte Versuchsmaterial und die Tabellen VII *b* und VIII *b* nur noch jene Keime, die ich nicht nach 24 Stunden konservierte.

A. Versuche mit Naphthochinon.

Kurzbehandlungsversuche müssen mit Konzentrationen durchgeführt werden, mit denen während der Dauer das gewählten Behandlungsstadiums antimitotische und anormogenetische Effekte erzielt werden können. Normalerweise genügt die Konzentration, die bei Dauerbehandlung 100% der Keime sofort blockiert. Bei Stoffen, die wenig zytolytisch wirken, können noch etwas stärkere Dosen gewählt werden. Dadurch kann man die Behandlungsdauer, die notwendig ist, um 100% der Keime sofort zu blockieren, so regulieren, dass sie nicht in das folgende Entwicklungsstadium hineinreicht. Soll beispielsweise die Kurzbehandlung auf dem Stadium I/6 erfolgen, so darf die maximale Behandlungsdauer höchstens 90 Minuten betragen, weil die Keime in dieser Zeit das Stadium II/1 erreichen.

Für die Kurzbehandlungsversuche hat sich die Konzentration 1 : 2 M als geeignet erwiesen.

1. *Die Abhängigkeit der Entwicklungsleistung von der Behandlungsdauer* (1 : 2 M).

Die Versuche wurden mit 260 Versuchskeimen durchgeführt. Von den zugehörigen 88 Kontrollen entwickelten sich 6 oder 7 ±2,5% abnorm. Die Keime wurden immer im Stadium I/6 in die Lösungen gebracht.

In der Tabelle VII ist die Entwicklungsleistung, bezogen auf die verschiedenen Behandlungszeiten, dargestellt. Nur bis zu einer Bd. von 5′ ist die Entwicklung bis zum Keimstreifstadium nicht gestört. Wohl erreichten nach einer Bd. von 10—20′ über 75% der Keime das Stadium 2 *d*—4 *d*. Sie furchten jedoch meist abnorm weiter. Entweder entstanden „Blastulae" (Bl_2) oder die Keime entwickelten sich noch bis zum Stadium des Keimstreifs, entarteten aber in der Folge zu morula-artigen Zellkugeln mit Keimstreifresten (K-Str.) Nach einer Bd. von 30—35′ verlief die Entwicklung schon früh abnorm und blieb meist innerhalb 24 Stunden stehen. Es sind die Typen St_{II}, St_{V-X} u. Bl_1 mit insgesamt über 50% vertreten. Von 40′ an aufwärts endlich wurden über 60% der Versuchskeime als Einzeller blockiert.

Tabelle VII.

Die Abhängigkeit der Entwicklungsleistung von der Behandlungsdauer (Nachi- Konz. 1: 2 M).

Behandlungsdauer in Min.	Anzahl Versuchskeime	a) Entwicklungsleistung in 24 Stunden (%-Zahlen)						Blokkiert und Konserviert	b) Entwicklungsleistung von Keimen, die das Stadium *2d-4d* erreicht haben, nach 8 Tagen. (%-Zahlen)			
		Zy_1	St_I	St II-IV	St_{V-X}	Bl_1	Normal *2d-4d*		Weiter beobachtet	Bl_2	K'Str.	Normale Würmer
5	12	8	—	—	—	—	**92**	8	4	—	**75**	25
10	34	—	3	—	3	—	**94**	19	15	**73**	—	27
15	27	—	—	—	4	—	**96**	27	—	—	—	—
20	31	—	—	6	3	16	**75**	26	5	**100**	—	—
25	20	5	15	—	5	—	**75**	18	2	—	—	—
30	32	9	25	**31**	**6**	**13**	16	31	1	**100**	—	—
35	21	—	—	**14**	**5**	**57**	24	21	—	—	—	—
40	22	9	**72**	5	—	—	14	22	—	—	—	—
45	10	—	**60**	—	10	—	30	7	3	**100**	—	—
50	11	36	**64**	—	—	—	—	11	—	—	—	—
55	4	25	**75**	—	—	—	—	4	—	—	—	—
60	14	14	**86**	—	—	—	—	14	—	—	—	—
65	4	—	**100**	—	—	—	—	4	—	—	—	—
70	18	**55**	45	—	—	—	—	18	—	—	—	—

Auf der Abszisse ist die Entwicklungsleistung auf Grund der S. 121 gegebenen Kriterien aufgetragen (*a* nach 24 Stunden, *b* nach 8 Tagen). Auf der Ordinate sind die Behandlungszeiten in Min. gegeben. Die Zeitintervalle, bei denen über 50% der Keime der gleichen Störungsgruppe angehören, sind eingerahmt. Es resultiert so ein kurvenartiges Bild, das die Abhängigkeit der Entwicklungsleistung von der Behandlungsdauer zeigt.

Die Entwicklungsleistung ist also deutlich von der Behandlungsdauer abhängig. Das Wirkungsbild ist dem bei Dauerbehandlung erhaltenen ähnlich. Die Zytolyse macht sich jedoch etwas stärker bemerkbar. Der antimitotische Bereich ist wie bei der Dauerbehandlung sehr breit, überschneidet aber den normogenetischen Bereich stärker als dort. Deshalb gibt es auch hier keinen Bereich, in dem ausschliesslich „Blastulae“ gebildet werden (anormogenetischer Bereich).

Gleich wie bei der Dauerbehandlung blieben die blockierten Keime tagelang am Leben. Während sie aber dort nach 4 Stunden keine Oberflächenunruhe mehr zeigten, konnte ich bei vielen kurzbehandelten Keimen noch nach 12 Stunden eine, wenn auch sehr träge, Oberflächenaktivität beobachten. Selten wurde mehrere Stunden nach erfolgter Behandlung noch eine AB-Zelle angelegt oder gar abgeschnürt. In anderen Fällen streckten sich die blockierten Einzeller in die Länge, verkrümmten sich oder ihre Oberfläche wurde bucklig.

Somit hat eine halb- bis einstündige Kurzbehandlung des Stadiums I/6 eine starke Wirkung auf die Entwicklungsleistung. Es kann das Teilungsvermögen irreversibel aufgehoben werden, oder die Entwicklung kann in abnorme Bahnen geraten und zwar umso früher, je länger man die Keime behandelt. Ganz unwirksam sind nur Behandlungszeiten von weniger als 5′.

2. *Kern- und Plasmatätigkeit blockierter Einzeller.*

Die Dauerbehandlung ergab, dass Nachi die Eirinde blockiert, während der Mitoseapparat nur wenig gestört ist. Da die Oberflächenbilder bei Dauerbehandlung und bei Kurzbehandlung einander ähnlich sind, interessiert die Frage, ob auch die übrigen Reaktionen der blockierten Keime für beide Behandlungsarten vergleichbar sind.

Um diese Frage zu prüfen, untersuchte ich 178 Keime zytologisch. Ich konservierte sie jeweils 24 Stunden nach erfolgter Kurzbehandlung (Stadium 2 *d*—4 *d* der Kontrollen).

Das zytologische Bild erwies sich als sehr einheitlich. Ich verzichte deshalb darauf, das gesamte Material hier zu beschreiben und bespreche lediglich die Störungen der blockierten Einzeller. Sie vermögen die Nachi-Wirkung vollauf zu charakterisieren. Es wird sich zeigen, dass bei den blockierten Keimen neben typischen Dauerbehandlungseffekten auch andersartige, neue Störungen auftreten.

a) *Plasmatische Störungen.*

Bei 17 (= 36%) der 47 untersuchten Keime wurde das Plasma vacuolisiert. Grössere und kleinere Vacuolen kommen in denselben

Keimen vor. Sie liegen meist an der Zelloberfläche (Abb. 27 *a*). Der gleiche Effekt ist auch für die Colch- und die Phechi- Dauerbehandlung typisch.

Ebenso häufig und meist bei den gleichen Keimen, deren Plasma vacuolisiert ist, erfolgte eine bei Nachi-Dauerbehandlung nie beobachtete Entmischung von Plasma und Dotter. Sie tritt in zwei Formen auf: in 15 Fällen sind die groben Dotterschollen sedimentiert, während die feinen gleichmässig über die plasmareiche Hälfte verteilt sind. Infolge der Kurzbehandlung hat sich das Plasma offenbar verflüssigt, wobei die schwereren Dotterschollen absanken, während die

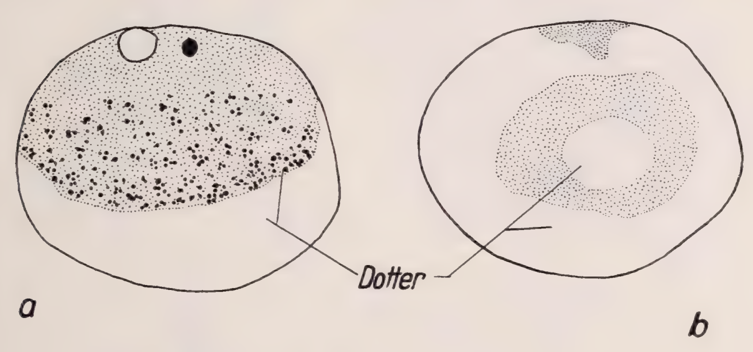


ABB. 27.

Plasmatische Störungen bei blockierten Einzellern.

a) Vertikale Entmischung bei einem blockierten Einzeller mit einem (tetraploiden ?) Ruhekern (Nachi *u* I/6 Vk 30 a_1 40′).

b) Zirkuläre Entmischung bei einem blockierten, kernlosen Einzeller (Nachi *u* I/6 Vk 21 b_2 50′). [1]

leichteren in den Maschen des Plasmagerüstes zurückgehalten wurden (Abb. 27 *a*).

Bei zwei Keimen findet sich im Zentrum eine kleine Dotterinsel. Nach aussen folgt eine schmale Plasmazone, die gegen die Eioberfläche hin wieder von einer Dotterzone abgelöst wird (Abb. 27 *b*).

Bei Nachi-Dauerbehandlung werden Plasma und Dotter nur äusserst selten von einander gesondert. Dagegen ist diese Erscheinung bei Phechi-Dauerbehandlung sehr häufig (s. Abb. 19 *b* u. c).

b) *Reaktionen der Kerne und der Mitoseapparate.*

Bei schwächster Störung bildeten sich nach 10—45′ Bd. voluminöse Karyomerenkerne (7 Fälle = 15%). In jedem blockierten Keim liegt ein einziger solcher Kern, der aus zahlreichen, verschieden grossen Riesenkaryomeren besteht. Diese färbten sich mit Hämalaun nur sehr schwach an und sind demzufolge durchsichtig (Abb. 29 *c*). Kleinere

[1] Die letzte Zahl in der Klammer gibt die Behandlungsdauer an.

Karyomerenkerne bildeten sich nach 5—20′ Bd. stets bei Keimen, die das Stadium 2 *d*—4 *d* zu erreichen vermochten. Neben Zellen mit solchen Karyomerenkernen trifft man in den gleichen Keimen immer Zellen mit normalen Mitosen (Abb. 28 *a* und *b*). Aus dieser Tatsache ist zu schliessen, dass solche relativ kleinen Karyomerenkerne teilungsfähig sind.

Bei stärkerer Störung wurden die Keime nach 25—65′ Bd. in der Metaphase der ersten Furchungsteilung, also gleich bei Behandlungsbeginn, blockiert. Dabei blieb der Kernphasenwechsel immer unterbunden. Es sind zwei Störungstypen zu unterscheiden:

aa) An Stelle der Spindel findet sich eine charakteristische Neu-

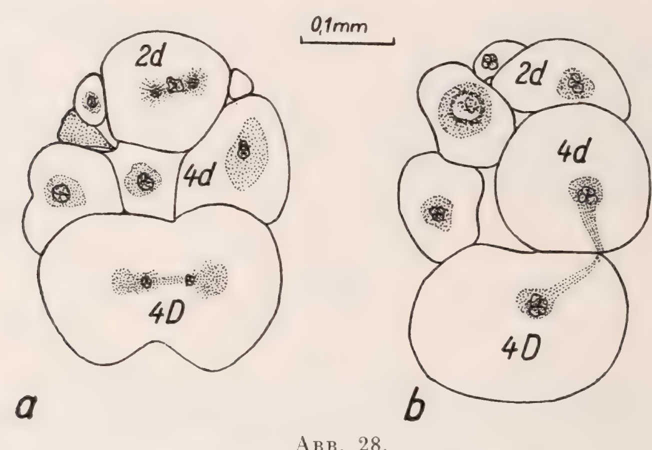


ABB. 28.

Kleine, teilungsfähige Karyomerenkerne.

a) Kontrollkeim im Stadium 2 *d*—4 *d* (24 Stunden) mit normalen Kernen Nachi *u* I/6 Ko 1_2).

b) Versuchskeim im Stadium 2 *d*—4 *d* mit kleinen Karyomerenkernen (Nachi *u* I/6 Vk 8 b_2 25′).

bildung: Im früheren Spindeläquator bildete sich bei 23 Keimen (= 49%) eine Insel basischen Plasmas, das sich mit Orange G stark anfärbt. Rund um diese Insel breitet sich eine mehr oder weniger deutliche, asterartige Plasmastrahlung aus. Diese Gebilde entstehen in der ersten Stunden nach erfolgter Nachi- Wirkung und erhalten sich während 20 Stunden unverändert. Ich bezeichne sie deshalb als Dauerspindeln.

Bei 13 Dauerspindeln fand ich einen, wahrscheinlich normalen diploiden Chromosomensatz (Abb. 29 *a*). In zwei Fällen dagegen ist die Zahl der Chromosomen deutlich übernormal (Abb.29 *b*), vermutlich tetraploid. Bei 6 Spindeln sind die Chromosomen pyknotisch und die restlichen 2 Dauerspindeln sind „leer".

bb) 8 Keime (= 17%) wurden in der Metaphase gestoppt ohne weiterhin neue Strukturen zu bilden. Die erste Spindel wurde blockiert

und anschliessend aufgelockert. In keinem Falle kollabierten die Spindeln so, wie das bei Nachi- Dauerbehandlung häufig vorkommt. Die Faserstruktur ist stets deutlich zu erkennen (Abb. 29 *d*). Es entsteht so das nämliche Bild wie bei schwacher Nachi- Dauerwirkung (s. Abb. 7 *c*). Die Chromosomen liegen in der Aequatorzone zerstreut. In zwei Fällen

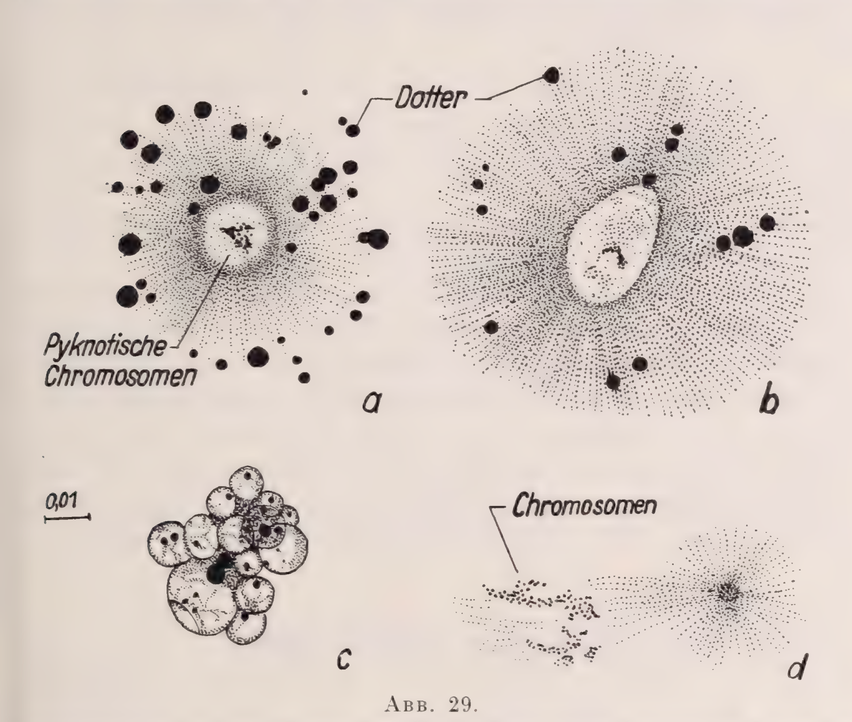


ABB. 29.

Veränderungen an den Kernen und am Spindelplasma blockierter Einzeller (24 Stunden nach der Behandlung).

a) Dauerspindel mit diploiden, pyknotischem Chromosomensatz (Nachi *u* I/6 Vk 3 c_2 55′).
b) Dauerspindel mit übernormalem Chromosomensatz (Nachi *u* I/6 Vk c_3 55′).
c) Karyomerenkern eines blockierten Einzellers. Normaler Ruhekern siehe Abb. 21 *a* (Nachi *u* I/6 Vk 1 b_2 25′).
d) Blockierte Metaphasenspindel mit übernormaler Chromosomenzahl (Nachi *u* I/6 Vk 23 b_3 40′).

ist ihre Zahl normal diploid, in vier Fällen ist sie übernormal (Abb. 29 *d*) und bei zwei Keimen sind Chromosomen stark pyknotisch.

cc) 5 Keime (= 11%) sind vollständig „leer". Sie zeigen weder Spindelreste noch Chromosomen. Vermutlich handelt es sich hier um Keime, die ebenfalls in der Metaphase blockiert wurden, die jedoch so stark geschädigt sind, dass sich in 24 Stunden sowohl der achromatische als auch der chromatische Teilungsapparat auflöste.

Insgesamt sind also 7 Keime (= 15%) kernlos und bei 10 Keimen (= 21%) konnte ich leichtere oder schwerere Pyknosen feststellen [1]. Eine Kurzbehandlung von 40 bis 65′ hat demnach eine stärkere Wirkung auf die Chromosomen als eine 3—4-stündige Dauerbehandlung mit der starken Konzentration 1: 2 M. Das ist nur möglich, wenn man annimmt, das Nachi nach erfolgter Behandlung weiter wirkt oder abnorme Vorgänge induziert.

Es zeigt sich also, dass Nachi die erste Furchungsmitose sofort blokieren kann. Ein Teil der Keime bleibt am Leben, ohne dass nennenswerte zytologische Effekte beobachtet werden können. Meist äussert sich die Aktivität jedoch auch strukturell. Bei schwacher Störung entstehen Karyomerenkerne, bei stärkerer Störung werden Dauerspindeln gebildet.

Die Nachi-Kurzbehandlung führt innerhalb 24 Stunden zu Chromosomenpyknosen. In seltenen Fällen lösen sich die Chromosomen vollständig auf. Nachi scheint nach Abschluss der Behandlung in den Keimen weiter zu wirken. Dafür sprechen die Effekte, die den nach Dauerbehandlung beobachteten ähnlich sind (blokkierte Spindeln). Es ist aber auch möglich, dass durch Nachi zytochemische Vorgänge induziert werden. Neubildungen wie Dauerspindeln lassen sich unter dieser Annahme besser verstehen.

B. **Versuche mit Phenanthrenchinon.**

Die Nachi- Kurzbehandlung konnte mit einer Konzentration durchgeführt werden, die bei Dauerbehandlung eben noch 100% der Keime auf dem Einzellenstadium blockiert. Dabei blieben nach einer Bd. von 65′ alle Keime als Einzeller stehen. Der Konzentration 1: 2 M bei Nachi entspricht die Phechi-Konzentration 1: 5 M (Abb. 1 und 15). Es zeigte sich jedoch, dass durch eine Kurzbehandlung mit dieser Konzentration während der Dauer des Stadiums I/6 die Furchung nicht aufzuhalten ist. Wie wir

---

[1] Von den verbleibenden 4 Keimen (= 8%) besitzen 3 einen und 1 zwei kleine, stark gefärbte Ruhekerne. Während im letzteren Fall angenommen werden kann, dass die erste Mitose noch bis zur Interphase ablief, fallen die drei einkernigen Keime völlig aus dem Rahmen. Die Kernvolumina sind so gering, dass Tetraploidie auszuschliessen ist. Vielleicht handelt es sich um Keime, die bei Behandlungsbeginn die Metaphase noch nicht erreicht hatten.

sehen werden, vermag Phechi die Furchung selbst nach einer Kurzbehandlung mit 1: 1 M nicht dauernd zu hemmen. Stärkere Lösungen waren aber nicht verwendbar, weil sie sehr stark zytolytisch wirkten. Die Konzentration 1: 1 M bezeichnet somit die obere Grenze, denn die längst mögliche Behandlungsdauer von 90′ (s. S. 122) wirkte sich bei 100% der Versuchskeime schon am zweiten Tag tödlich aus.

1. *Die Abhängigkeit der Entwicklungsleistung von der Behandlungsdauer (Konz. 1: 1 M).*

Im vorhergehenden Abschnitt habe ich gezeigt, wie die Nachi- Kurzbehandlung ein charakteristisches Wirkungsbild entstehen lässt, das dem bei Dauerbehandlung erhaltenen ähnlich ist. Typisch ist, dass sich die Keime von der vorübergehenden Nachi-Wirkung nicht mehr erholen können. Somit steht das Behandlungsresultat für blockierte Keime nach 24 Stunden fest.

Tabelle VIII.

Die Abhängigkeit der Entwicklungsleistung von der Behandlungsdauer (Phechi- Konz. 1: 1 M).

Behandlungsdauer in Min.	Anzahl Versuchskeime	a) Entwicklungsleistung in 24 Stunden (%-Zahlen)						Zahl der Konservierten Keime	b) Entwicklungsleistung der weiter beobachteten Keime aus allen Störungsklassen von a nach 8 Tagen (%-Zahlen)				
		Zy_1	St_I	St II-IV	St_{V-X}	Bl_1	Normal 2d-4d		Weiter beobachtet	Zy_2	Bl_1	Bl_2	Normale Würmer
5	16	—	—	—	—	—	100	0	16	—	—	—	100
10	20	—	—	10	20	10	60	8	12	—	—	58	42
15	12	—	8	25	34	—	33	0	12	17	75	—	8
20	20	5	5	70	15	—	5	7	12	58	42	—	—
30	21	14	14	62	10	—	—	12	7	30	70	—	—
40	17	29	35	18	18	—	—	1	11	50	50	—	—
50	18	6	28	44	22	—	—	11	6	14	86	—	—
60	18	11	28	44	17	—	—	4	12	64	36	—	—
70	9	11	33	45	11	—	—	2	6	33	67	—	—
80	6	—	66	34	—	—	—	0	6	83	17	—	—
90	4	—	75	—	—	25	—	0	4	100	—	—	—

Nähere Angaben sind dem Text von Tabelle VII zu entnehmen.

Die teilweise reversible Reaktion der Keime nach vorübergehender Phechi- Wirkung macht es unmöglich, nach 24 Stunden etwas Endgültiges über die Entwicklungsleistung der behandelten Keime auszusagen. Wie gleich gezeigt wird, konnte ich das Kurzbehandlungsresultat erst nach 36 Stunden ermitteln.

Die Versuche wurden mit 161 Versuchskeimen und 51 Kontrollen durchgeführt. Von den letzteren furchten 2 oder $4 \pm 2{,}7\,\%$ abnorm. Nach 24 Stunden fixierte ich 45 Keime, 12 Keime zytolysierten am ersten Tag. Die verbleibenden 104 Keime beobachtete ich solange, bis die zugehörigen Kontrollen das Kopfstadium erreicht hatten (Tab. VIII *a* und *b*).

Nur eine Bd. von 5′ ist wirkungslos. Schon nach 10′ Bd. erreichten nur noch 12 Keime (= 60%) das Stadium 2 *d*—4 *d* und 2 Keime (= 10%) furchten abnorm (Bl_1). Die übrigen 6 Keime (= 30%) teilten sich verlangsamt. Innerhalb 24 Stunden vermochten sie 2—10 Zellen abzuschnüren. Von den 12 Keimen die ich über das Stadium 2 *d*—4 *d* hinaus verfolgte, entwickelten sich 5 (= 42%) zu normalen Würmern und 7 (= 58%) teilten sich atypisch (Bl_2). Bei Nachi- Behandlung dagegen verläuft die Furchung bis zum Stadium 2 *d*—4 *d* noch nach 20′ Bd. ungestört. Dagegen werden selbst nach 5′ Bd. nicht alle Keime zu schlüpfreifen Würmern.

Von 15-70′ Bd. wird die Furchung anfänglich stark gehemmt. Nach 24 Stunden sind die Keime entweder noch einzellig oder sie haben sich in 2—10 Zellen geteilt. Das Furchungsmuster ist meistens atypisch. Die Teilungsfähigkeit der Keime ist aber nur vorübergehend eingeschränkt. Sie nimmt im Laufe des 2.—5. Tages wieder zu. Alle Keime, selbst die während 24 Stunden blockierten Einzeller furchten zu „Blastulae" (Bl_1) weiter, falls sie nicht frühzeitig zytolysierten (Zy_1, Zy_2). Behandlungszeiten bei denen Nachi also 100% der Keime auf dem Einzellenstadium blockiert, vermögen bei Phechi die Furchung nicht dauernd zu unterdrücken. Dagegen wirkt schon eine Bd. von 20′ stark zytolytisch.

Nachi hat demnach bei Kurzbehandlung im Gegensatz zu Phechi ganz andere Folgen als die Dauerbehandlung. Die Furchung wird vorübergehend stark gehemmt oder gar blockiert. D i e K e i m e e r h o l e n s i c h j e d o c h und teilen sich mit atypischem Muster weiter.

2. *Kern- und Plasmatätigkeit vorübergehend blockierter oder gehemmter Keime.*

Wir haben gesehen, dass Phechi die Furchung nur vorübergehend blockiert oder hemmt. Im Laufe von 24—36 Stunden kehrt die Teilungsfähigkeit wieder zurück. Dementsprechend ist zu erwarten, dass die 24 Stunden nach erfolgter Kurzbehandlung feststellbaren zytologischen Störungen gering sind. Es hat sich tatsächlich gezeigt, dass die mit der Phechi-Dauerbehandlung erzielten destruktiven Effekte nach Kurzbehandlung fast völlig fehlen.

Da viele Keime frühzeitig zytolysierten, andere sich aber schon in den ersten 24 Stunden weitgehend erholten, ist die Zahl der stark gehemmten Keime, die nach 24 Stunden noch konserviert werden konnte, sehr gering. Sie reicht nicht aus, um ein abgerundetes Bild zu geben. Ich verzichte deshalb darauf, die zytologischen Befunde zahlenmässig auszuwerten.

Die beobachteten Störungen sind dieselben wie nach Nachi-Kurzbehandlung: Plasma und Dotter sind meist vollständig entmischt und das Plasma ist von grösseren und kleineren Vacuolen durchsetzt (Abb. 30 *b*). Fast immer finden sich grosse und schwachgefärbte Karyomerenkerne. Einzelne Karyomeren liegen oft isoliert (Abb. 30 *c*). Schätzungsweise gleich häufig wie bei Nachi- Behandlung sind blockierte Metaphasen, z. T. mit übernormalen Chromosomenzahlen, ferner Chromosomenpyknosen und völlig „leere" Keime (Abb. 30 *a*). Ganz vereinzelt bildeten sich die für Nachi typischen Dauerspindeln. Bei wenigzelligen Keimen konnte ich nach 24 Stunden keine spezifischen Phechi- Kurzbehandlungseffekte beobachten.

Wir stehen somit vor der interessanten Tatsache, dass Phechi, das bei 4—5 stündiger Dauerwirkung stark destruktiv auf den chromatischen und den achromatischen Teilungsapparat wirkt, nach Kurzbehandlung Störungen verursacht, die von jenen des nur schwach destruktiven Nachi kaum unterschieden werden können. Bei Nachi liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Dort verändern sich die Kerne und die Strukturen des Teilungsapparates nach vorübergehendem Nachi- Einfluss viel stärker als nach 3—4 stündiger Dauerbehandlung. Damit ist aber die Phechi- Wirkung nicht genügend gekennzeichnet.

Während die Nachi- Keime irreversibel blockiert sind, furchen die Phechi- Keime zu „Blastulae“ weiter. Es bleibt zu untersuchen, ob sich die letzteren wirklich mitotisch weiterteilen, oder ob

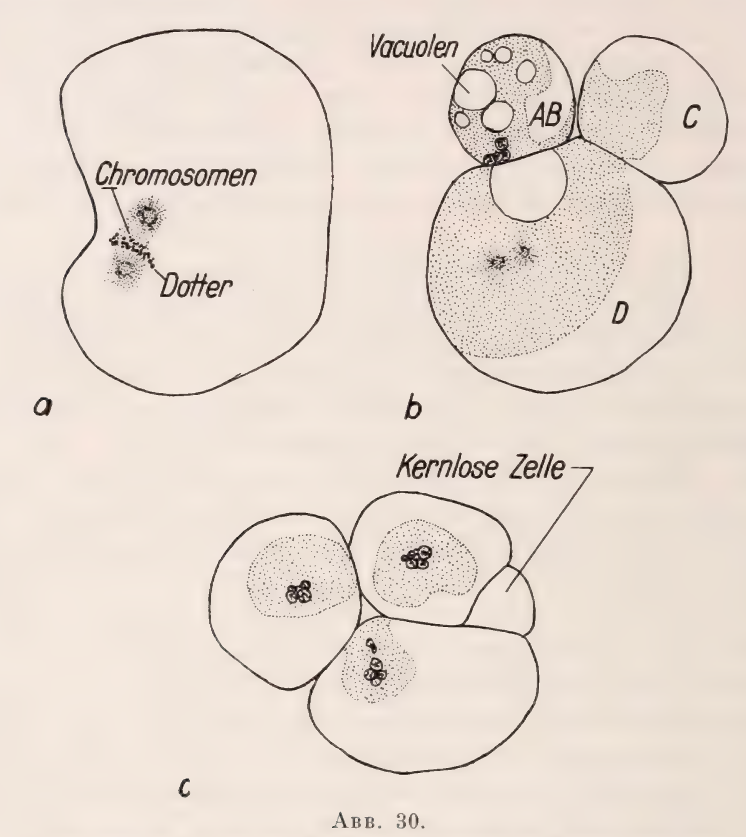


Abb. 30.

Zytologische Störungen bei stark gehemmten Versuchskeimen (24 Stunden nach der Behandlung).

a) Blockierte, gedrungene Metaphasespindel mit Dotter in der Aequatorzone (Phechi *u* I/6 Vk 5 a_3 70′).

b) Dreizeller mit kernloser C- und D-Zelle. In D zwei isolierte Asteren und vollständige Entmischung von Plasma und Dotter. Die AB-Zelle mit Karyomerenkern und vakuolisiertem Plasma (Phechi *u* I/6 Vk 4 b_1 60′).

c) Abnormer Vierzeller mit drei bekernten und einer kernlosen Zelle. Karyomerenkerne. In der unteren Zelle eine isolierte Karyomere. (Phechi *u* I/6 8 b_2 30′).

kernlose „Pseudozellen“ gebildet werden, die „Pseudoblastulae“ aufbauen.

Um die oben gestellte Frage zu prüfen, untersuchte ich 42 „Bla-

stulae“, die ich am fünften Tag nach erfolgter Behandlung fixierte. Dabei zeigten sich zytologische Störungen, die von den oben beschriebenen stark abweichen. Neben „Blastulae“, die normal bekernt sind, fand ich solche, die neben zwei- und mehrkernigen auch einzelne kernlose Zellen besitzen (Abb. 31). Die normal bekernten Keime sind solche, die schon in den ersten 24 Stunden mehr als 4 Zellen abzuschnüren vermochten. Die „Blastulae“ mit kernlosen Zellen dagegen entstanden aus Keimen, die in der gleichen Zeit höchstens 4 Zellen bilden konnten.

Die Kerne sind meist klein und sehr dicht. Sie färbten sich mit Hämalaun stark an. Immer wieder finden sich aber auch einzelne Zellen mit Karyomerenkernen. Normale und abnorme Mitosen beobachtete ich gleich häufig. Abnormitäten sind: Pyknotische Aequatorialplatten, aufgelockerte Spindeln und gedrungene, tonnenförmige Spindeln. Alle beschriebenen Störungen können nebeneinander in demselben Keim vorkommen. Sie sind nicht von der Behandlungsdauer abhängig.

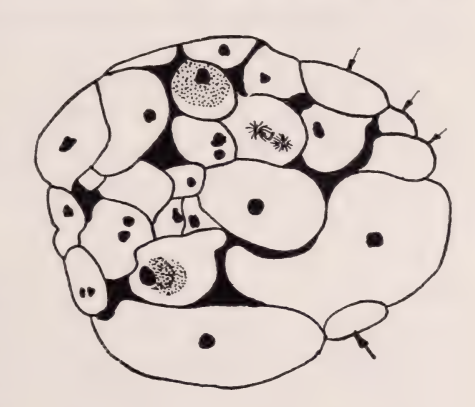


Abb. 31.
„Blastula“ mit kernlosen (Pfeile) und einzelnen zweikernigen Zellen (Phechi *u* I/6 Vk 10 a_1 40′).

Die Keime können sich also nicht völlig erholen. Bei den zytologisch stark gestörten Zellen wird vielmehr nur der plasmatische Teilungsmechanismus wieder funktionstüchtig [1]. Dieses Resultat stimmt gut mit dem überein, was wir von der Dauerbehandlung wissen. Dort sahen wir nämlich, dass Phechi die Oberflächentätigkeit wenig hemmt und dass in Grenzfällen eine Zelle dann noch abgeschnürt werden kann, wenn die Kernteilung schon in der Metaphase blockiert ist (s. S. 44). Bei Kurzbehandlung mit der starken Konzentration 1 : 1 M wirkt nun Phechi viel stärker

[1] Es werden so einzelne kernlose Zellen abgeschnürt (Abb. 30 *b* u. *c*), die sich nicht mehr weiterteilen.
Nur jene Zellen werden wieder teilungsfähig, deren Kernapparat sich erholen kann.

inhibitiv als bei Dauerbehandlung mit der Konzentration 1:8 M. Doch vermag es offenbar die lamellare Verschieblichkeit der Rindenelemente nicht dauernd zu blockieren. Ist die Kernteilung wenig gestört, so werden die Kerne wie bei Dauerbehandlung nicht richtig auf die Blastomeren verteilt (2-kernige Zellen, kernlose Zellen).

C. Zusammenfassende Erörterung der Kurzbehandlung.

Sowohl Nachi als auch Phechi wirken rasch. Nur bis zu einer Bd. von 5′ entwickeln sich die Keime bis zum Keimstreifstadium normal. Während bei Nachi-Behandlung noch nach diesem Stadium Störungen möglich sind, werden bei Phechi nach 5′ Bd. alle Keime zu schlüpfreifen Würmern.

Von 10′ Bd. an aufwärts wird die Entwicklungsleistung immer kleiner. Durch Nachi werden nach 65′ Bd. 100% der Keime auf dem Einzellenstadium irreversibel blockiert. Dagegen finden sich bei Phechi selbst nach der längstmöglichen Bd. von 90′ noch 25% „Blastulae". Auch die anfänglich blockierten Keime erholen sich in den nächsten 24 Stunden und furchen zu „Blastulae" weiter, falls sie nicht zytolysieren.

Während Nachi also einen Dauerstop bewirkt, wobei die Keime tagelang am Leben bleiben, kann Phechi die Furchung nicht dauernd aufhalten. Dagegen ist dieses auch bei Kurzbehandlung viel stärker zytolytisch als Nachi. Die mit Nachi behandelten, blockierten Einzeller zeigen neben typischen Dauerbehandlungseffekten (blockierte Spindeln, pyknotische Chromosomen) Störungen, die an die Dauerbehandlung mit Phechi erinnern (vacuolisiertes Plasma, Entmischung von Plasma und Dotter, „leere" Keime). Bei schwacher Wirkung bilden sich Karyomerenkerne oder Dauerspindeln. Uebernormale Chromosomenzahlen sind häufiger als bei Dauerbehandlung.

Die vorübergehend durch Phechi blockierten Keime zeigen die gleichen Störungen wie die mit Nachi behandelten. Bemerkenswert ist, dass sich die Chromosomen viel weniger häufig auflösen als bei Dauerbehandlung. Für Nachi trifft gerade das Gegenteil zu. Die zytologischen Störungen der „Blastulae" zeigen, dass sich die Keime nicht völlig erholen können. Während stark gestörte Keime

frühzeitig zytolysieren, furchen schwächer gestörte weiter, obwohl die Mitoseapparate oft nicht richtig funktionieren. So entstehen „Blastulae“ mit einzelnen kernlosen und einzelnen zweikernigen Zellen.

Als Hauptresultat halten wir fest, dass das inhibitive Nachi bei Kurzbehandlung die Furchung irreversibel blockieren kann, ohne die Keime zu töten. Dagegen wirkt Phechi nur solange inhibitiv, als es unmittelbar auf die Keime einwirkt.

Phechi wirkt demnach nicht gleich wie das ebenfalls karyoklastische Colchicin. Dieses kann die Furchung wie das Nachi irreversibel blockieren (Woker 1944).

IV. DISKUSSION

A. **Vergleichende Wirkungsanalyse.**

1. *Die relative Wirkungsbreite antimitotischer Stoffe.*

Nachdem es gelungen ist, verschiedene Stoffe ausfindig zu machen, welche die Zellteilung blockieren, erwies es sich als notwendig, die Wirkungsweise der einzelnen Antimitotika genauer zu kennzeichnen. Ein wesentliches Charakteristikum ist der Konzentrationsbereich, in dem ein Stoff antimitotisch wirkt (s. Lehmann 1942 und Woker 1944, S. 121). Um brauchbare Vergleichsgrundlagen zu erhalten, ist es zweckmässig, die Konzentrationsbereiche in logarithmischem Masstab darzustellen (s. Luescher 1945).

In den Abschnitten II A 1 und II B 1 wurden die Stoffe Naphthochinon und Phenanthrenchinon auf ihre mitosehemmenden Eigenschaften geprüft. Dabei zeigte sich, dass sie nur in relativ schmalen Konzentrationsbereichen wirksam sind. Insbesondere der antimitotische Bereich, in welchem die Keime als 1—10-Zeller blockiert werden, ist sehr klein. Denn er wird nach der Seite der stärkeren Konzentration durch den Zytolysebereich begrenzt (Abb. 1, 15 und 32). Das Gleiche gilt für das von Luescher (1945) untersuchte Stilböstrol. Beim Benzochinon dagegen gibt es überhaupt kein Konzentrationsintervall, in dem die Keime nur blockiert

werden. Zytolysierte und blockierte Keime treten hier nebeneinander auf (LEHMANN und HADORN 1946). Anders verhält es sich mit dem Colchicin. Es ist nicht zytolytisch und sein antimitotischer Bereich ist sehr gross (Abb. 32).

Die Bestimmung des antimitotischen Bereiches gestattet, zusammen mit Angaben über die zytolytische Wirkung, einen anti-

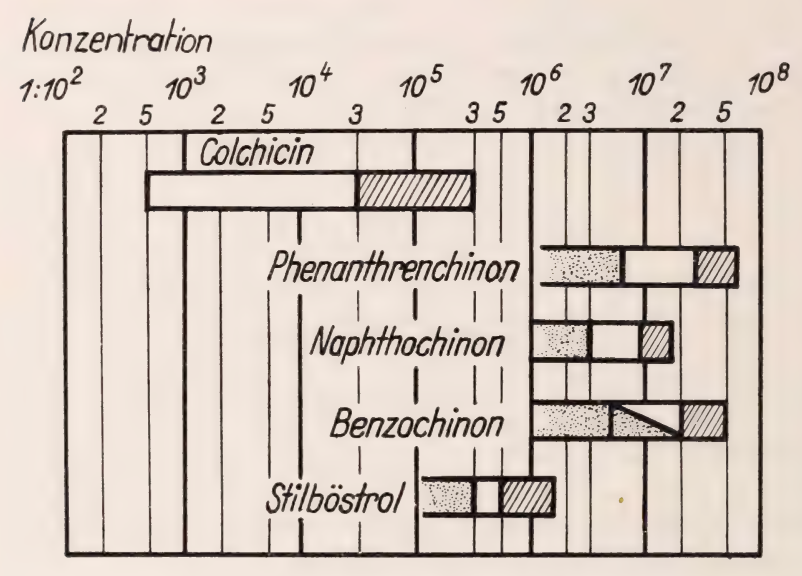


ABB. 32.

Vergleich der Wirkungsbreite des Colchicins, der Chinone und des Stilböstrols. Punktiert: Zytolyse, Weiss: antimitotischer Bereich, Schraffiert: anormogenetischer Bereich. (Siehe S. 67.)

mitotischen Stoff hinlänglich zu kennzeichnen, ohne dass die zytologischen Störungen berücksichtigt zu werden brauchen. Von einem praktisch brauchbaren Antimitotikum ist zunächst zu verlangen, dass es die Zellteilung in einem grossen Konzentrationsbereich blockiert, ohne zytolytisch zu wirken. Von den in Abb. 32 zusammengestellten Stoffen erfüllt nur das Colchicin diese Forderung. Stilböstrol, Phenanthrenchinon und Naphthochinon haben, verglichen mit dem Colchicin einen kleineren verwertbaren Bereich und Benzochinon wirkt überhaupt nur in Kurzbehandlung deutlich antimitotisch.

2. *Die Wirkungsquantitäten antimitotischer Stoffe.*

Die Bestimmung der relativen Breite des antimitotischen Bereichs ist, wie oben bemerkt, eine Annäherungsmethode, mit der geprüft werden kann, ob ein mitosehemmender Stoff praktisch brauchbar ist. Die so gewonnenen Daten sagen jedoch nichts über den Wirkungsgrad aus. Ein Stoff, der bei schwachen Konzentrationen antimitotisch wirkt, ist zunächst als wirksamer anzusehen als ein Stoff, der die Zellteilung nur bei starken Konzentrationen blockiert. Betrachten wir beispielsweise bei den in Abb. 32 zusammengestellten Stoffen die Konzentrationen, welche den antimitotischen Bereich gegen den anormogenetischen begrenzen, so erscheint Phenanthrenchinon als wirksamster Stoff, und Colchicin kommt erst an letzter Stelle. Phenanthrenchinon wirkt schon bei der Konzentration 1: 25 M antimitotisch, Colchicin dagegen erst bei der Konzentration 1: 300.000. Das erstere wäre demnach rund 83 mal wirksamer als das letztere (Tab. IX). Das so entstehende Bild ist jedoch nicht ganz richtig, denn wir vergleichen Konzentrationen, die wir in Gewichtsteilen angeben. Wenn wir nach der Wirksamkeit eines Stoffes fragen, so wollen wir eigentlich wissen, wieviele Moleküle desselben pro Volumeneinheit Lösungsmittel einen bestimmten Effekt erzielen. Wir müssen also die Molarität angeben (Tab. IX). Dabei zeigt sich, dass Phenanthrenchinon

Tabelle IX.

Vergleich der antimitotischen Wirksamkeit verschiedener Stoffe bei Angabe der Verdünnung und der Molarität.

Antimitotikum	Molekulargewicht	Antimitotische Grenzkonzentration Verdünnung	Antimitotische Grenzkonzentration Molarität	Autoren
Colchicin	399	$33{,}33.10^{-7}$	$8{,}41.10^{-9}$	Woker (1944); Lehmann und Hadorn (1946)
Stilböstrol	268	$20{,}00.10^{-7}$	$7{,}46.10^{-9}$	Luescher (1945)
Phenanthrenchinon	208	$0{,}40.10^{-7}$	$0{,}19.10^{-9}$	Huber
Naphthochinon	158	$1{,}11.10^{-7}$	$0{,}70.10^{-9}$	Huber
Benzochinon	108	$0{,}50.10^{-7}$	$0{,}46.10^{-9}$	Lehmann (1945); Lehmann und Hadorn (1946)

(Nähere Erläuterungen siehe Text.)

nicht 83 mal, sondern nur 44 mal wirksamer ist als das Colchicin. Die Wirksamkeit, als Molarität ausgedrückt, ist dann von der in Gewichtsteilen angegebenen stark verschieden, wenn die Molekulargewichte der verglichenen Stoffe weit auseinander liegen.

Doch gibt auch diese Angabe noch keinen entscheidenden Anhaltspunkt für die Stoffmengen, die wirklich in die Keime eindringen. So ist z. B. nachgewiesen worden, dass Colchicin aus wässriger Lösung nur schwer in die Keime gelangt. In den Keimen wirkt es jedoch schon in geringeren Mengen als Benzochinon (Lehmann und Hadorn *l. c.*). Es muss daher in Konzentrationen verwendet werden, die ein genügend steiles Konzentrationsgefälle gewährleisten. Benzochinon dringt gut in die Keime ein und wirkt deshalb schon bei relativ schwachen Konzentrationen. Dagegen scheint die Benzochinonmenge, die erforderlich ist, um in einem Keim den Mitosestop herbeizuführen, etwas grösser zu sein als beim Colchicin.

Wenn somit ein mitosehemmender Stoff geprüft werden soll, so ist die Bestimmung des antimitotischen Bereiches unerlässlich. Dabei darf man jedoch aus der Konzentration einer antimitotisch wirksamen Stofflösung keine Schlüsse auf den Wirkungsgrad ziehen. Dieser kann nur ermittelt werden, wenn nach dem Verfahren von Lehmann und Hadorn die Stoffmengen bestimmt werden, die pro Keim notwendig sind, um die Zellteilung zu blockieren.

3. *Die Wirkungsqualität antimitotischer Stoffe.*

Auf Grund der Wirkungsbreite allein gelingt es nicht, verwandte Stoffe, wie die oben angeführten Chinone, scharf zu unterscheiden. Gegenüber dem Colchicin fällt nur auf, dass sich ihre Wirkungsbreiten in der gleichen Grössenordnung halten (Abb. 32) und dass sie bei annähernd gleichen Konzentrationen wirksam sind. Weiter sind sie alle bei starken Konzentrationen zytolytisch. Man könnte von einem „chinonartigen Wirkungstypus" sprechen (Meier und Allgöwer 1945). Damit stellt sich die Frage nach der Konstitutionsspezifität der Wirksamkeit. Diese kann nur erörtert werden, wenn die zytologischen Befunde herangezogen werden (s. S. 95 f. und 118 f):

B e n z o c h i n o n i s t e i n i n h i b i t i v e s A n t i m i t o t i k u m : es hemmt besonders die Plasmateilung, wirkt dagegen

nicht destruktiv auf die Kerne (LEHMANN 1945 *a*). Weiter ist es im ganzen antimitotischen Bereich stark zytolytisch.

Das Naphthochinon, das zwei Benzolkerne besitzt, ist ebenfalls inhibitiv. Bei stärksten Konzentrationen bewirkt es immerhin Chromosomenpyknosen (s. Abb. 7). Seine zytolytische Wirkung ist gering (s. S. 95 f.).

Das Phenanthrenchinon mit drei Benzolkernen endlich ist ein destruktives Antimitotikum. Es hemmt die Plasmateilung wenig, wirkt dagegen stark auf die mitotischen Kerne. Es ist etwas zytolytischer als Naphthochinon (s. S. 118 f.).

An diese Reihe schliesst sich das Colchicin an, das wahrscheinlich ebenfalls einen Phenanthrenkern besitzt. Es ist wie Phenanthrenchinon ein typisch destruktiver Stoff (WOKER 1944, LUESCHER 1946), im Gegensatz zu diesem jedoch nicht zytolytisch. Das Stilböstrol schliesslich wirkt ähnlich wie das Phenanthrenchinon. Bezüglich seiner Molekülgrösse steht es zwischen diesem und dem Colchicin. Insofern passt es also gut in die aufgestellte Reihe. Weil es jedoch strukturell mit den übrigen Stoffen nichts gemein hat, bleibt seine Einordnung problematisch. Interessant ist immerhin, dass dieser oestrogene Stoff auch beim Molchkeim Mitosestörungen erzeugt (TÖNDURY, zitiert nach LEHMANN 1945 *a*). Damit erweist er sich als wirkungsverwandt mit den Sterinen, die bekanntlich ebenfalls ein Phenanthrenskelett enthalten.

Weitere Erörterungen über den Zusammenhang zwischen Konstitution und antimitotischer Wirksamkeit dürften zur Zeit nicht angebracht sein. Erst wenn noch mehr antimitotische Stoffe untersucht sind, wird man die hier angedeutete Frage eingehender diskutieren können.

B. **Physiologie der Zellteilung.**

Die Untersuchung antimitotischer Stoffe erlaubt nicht nur, ihre Wirkungsweise zu charakterisieren. Darüber hinaus ergeben sich auch einige Einblicke in die Physiologie der Zellteilung, zunächst einmal des *Tubifex*-Eies. Im Folgenden sollen meine Ergebnisse in dieser Hinsicht erörtert werden.

1. *Ueber den Zusammenhang zwischen Kern- und Plasmateilung.*

Beim *Tubifex*- und beim Echinodermenei, sowie in Gewebskulturen sind Kern- und Plasmateilung zeitlich und räumlich assoziiert [1] (Zweifachteilung) [2]. Die Kernteilung eilt der Plasmateilung etwas voraus. Es entsteht so der Eindruck als wäre die letztere eine direkte Folge der ersteren. Die Kernteilung ist jedoch bei verschiedenen Entwicklungsprozessen nicht von einer Plasmateilung gefolgt. Es können sich polyenergide Zellen bilden, die sich zu Syncytien weiter entwickeln oder die, wie beim Insektenei, durch nachträgliche Vielfachteilung wieder in monoenergide Zellen übergeführt werden. Die Korrelation zwischen Kern- und Plasmateilung kann endlich bei demselben Objekt in verschiedenem Grade gelockert sein. Nach Sabet (1931, zitiert nach Geitler 1934) entsteht das Endosperm von *Calotropis procera* das eine Mal durch gewöhnliche Zweifachteilung, das andere Mal durch Vielfachteilung. Auch experimentell kann die Assoziation zwischen Kern- und Plasmateilung gelockert oder gar aufgehoben werden. Es gelingt sowohl mit Benzochinon und Naphthochinon als auch mit Phenanthrenchinon die Plasmateilung im ersten Zyklus zu unterdrücken, ohne dass die Kernteilung gestört wird. Es entstehen so zweikernige Einzeller (s. S. 20 und 38). Weiter kann durch Naphthochinon und seltener auch durch Phenanthrenchinon die erste Furchungsteilung auf halbem Wege blockiert werden. Dabei kann die Kernteilung ebenfalls normal ablaufen. Es bilden sich so unvollständige Zweizeller mit zwei Ruhekernen (s. S. 86 und 109). Im zweiten Zyklus verzögert oder unterdrückt Naphthochinon die Bildung der dritten Zelle, während die Kernteilung nur schwach oder gar nicht behindert ist (s. S. 24 ff.). Unter dem Einfluss von Colchicin und Phenanthrenchinon dagegen wird die dritte Zelle meist ohne Schwierigkeiten

[1] Ich gebrauche das Begriffspaar Assoziation-Dissoziation im Sinn von Needham (1942) und entsprechend dem Vorschlag von Prof. Lehmann. Assoziation von zwei Funktionsmechanismen: enge Korrelation oder Koppelung; Dissoziation von zwei Funktionsmechanismen: Lösung der vorhandenen Korrelation, sodass beide ± unabhängig voneinander ablaufen.

[2] Die Ausdrücke Zweifachteilung und Vielfachteilung sind dem Buch von Geitler entnommen (1934).

angelegt; die asymmetrische Deformation der CD-Zelle ist bei allen Keimen zu beobachten, bei denen die Kernteilung mindestens bis zur Metaphase ablief. Konzentrationen, bei denen sich die Metaphasespindel und die Chromosomen eben noch auflösen, verhindern die Plasmateilung nicht mehr. Damit ist gezeigt, dass sie auch vor sich gehen kann, wenn kein Spindelapparat mehr vorhanden ist (s. S. 116 ff.).

Diese Ergebnisse zeigen zusammengefasst, das die Kern- und die Plasmateilung zwei Vorgänge sind, die normalerweise verschieden stark assoziiert sein können und die im Falle strenger Zweifachteilung, experimentell dissoziierbar sind.

Ueber die Art jedoch, wie sie assoziiert sind und über den Plasmateilungsmechanismus selbst besteht noch Unklarheit. Die Oberflächenspannungstheorie von Spek (1918), die den Zellteilungsvorgang auf ein einfaches physikalisches Phänomen zurückführt, wird den vielfältigen Teilungsformen nicht gerecht. Sie wurde deshalb schon früh angezweifelt (Dalcq 1928, Gray 1931). Neuere Untersuchungen über den submikroskopischen Bau der Zelle und über die Physiologie der Zellteilung stellen sie vollends in Frage (Chambers 1938, Just 1939, Danielli 1942 und 1945, Monné 1945 und Lehmann 1946). Das Gleiche ist von den hier beschriebenen Befunden über die experimentelle Dissoziierbarkeit von Kern- und Zellteilung zu sagen.

Es gilt deshalb erneut zu untersuchen, welche Faktoren die Teilvorgänge der Zellteilung zu einer harmonischen Leistung verbinden. Dabei sollen zwei Fragen geprüft werden: 1. Wie wird die Plasmateilung erregt ? und 2. wie geht sie vor sich ?

2. *Die Furchungserregung und die Oberflächentätigkeit.*

Bei den ersten Teilungsschritten des *Tubifex*-Keimes läuft ein charakteristischer Formwechsel ab. In der Prophase sind die Blastomeren stets abgerundet. Während der Meta-und Anaphase verformt sich die Zelloberfläche. Sie vergrössert sich, wobei eine neue Zelle angelegt wird. In der Telophase wird diese abgeschnürt und gleichzeitig klingt die Oberflächentätigkeit ab (Woker 1944, Huber 1946).

Die Erscheinung der Oberflächenunruhe ist nicht auf das

Tubifex-Ei beschränkt. Sie kann u. a. bei der Zellteilung in Gewebskulturen gut beobachtet werden (v. MÖLLENDORFF 1937 *a u b*, 1938, BUCHER 1940). Uebereinstimmend mit den Verhältnissen bei *Tubifex* runden sich die Zellen in der Pro- und Metaphase ab. In der Anaphase vergrössert sich auch hier die Zelloberfläche. Die Zellen strecken sich stark in Richtung der Spindelachse. In der Telophase schneidet die Furche ein. Die entstehenden Tochterzellen runden sich zunächst wieder ab und breiten sich in der Interphase aus.

Während die Oberflächentätigkeit beim *Tubifex*-Ei und in den Gewebskulturen sehr auffällige Formen annimmt, ist sie bei anderen tierischen Objekten weniger ausgesprochen (z. B. Amphibienei, Echinodermenei). Für den Fall des „ruhig" furchenden Seeigeleies hat MONROY (1945) gezeigt, dass im corticalen Plasma immerhin strukturelle Umwandlungen vor sich gehen, die von den Polen gegen die Furchungszone fortschreiten. Die Oberflächenunruhe, äussere sie sich nun in einem auffälligen Formwechsel oder nicht, ist ein Phänomen, das man wahrscheinlich bei allen mitotischen Zellen finden wird.

Aus meinen Versuchen ergab sich, dass die Oberflächentätigkeit im ersten Zyklus stets dann unterbleibt, wenn die Kernteilung durch Naphthochinon oder durch Phenanthrenchinon in der Metaphase blockiert wird (s. S. 83 und 106). Sobald sie über die Metaphase hinaus ablaufen konnte, bewegte sich die Zelloberfläche. Im zweiten Zyklus unterblieb die Oberflächenbewegung immer dann, wenn die Kernteilung vor der Metaphase gestoppt wurde (s. S. 84 und 112).

Die Zelle schreitet also nur dann zur Teilung, wenn der Kernbereich [1] den mitotischen Funktionszustand erreichen kann. Auch beim Seeigelei ist die Plasmateilung an eine bestimmte Funktionsphase des Keimes gebunden. Setzt man nämlich die Keime in der Anaphase während 10 Minuten hohen hydrostatischen Drucken aus, so wird die Kernteilung blockiert. Stellt man wieder die normalen Druckverhältnisse her, so teilen sich die Kerne vollständig, ohne dass jedoch die Plasmateilung einsetzt. Wirkt dagegen der gleiche Druck nur 6—7 Minuten, so läuft diesmal

[1] Wie LEHMANN (1946) zeigen konnte, ist nicht der Kern allein das aktivierende System. Erst Kern und kernnahes Plastin zusammen ermöglichen die mitotische Aktivität.

die Plasmateilung ab, sobald die vorübergehend blockierte Kernteilung die Telophase erreicht hat (MARSLAND 1938). In der 7.—10 Minute liegt also ein Stimulus vor, auf den die Zelle mit Plasmateilung reagieren kann. Nach 10 Minuten ist er abgeklungen, selbst wenn die Kerne sich dann noch weiterteilen.

Kern- und Plasmateilung sind demnach auch hier zwei Funktionssysteme, die experimentell dissoziiert werden können. Dabei erscheint die Kernteilung als primäres System, das in einem bestimmten Zeitpunkt das zweite in Gang bringt.

Die Versuche von LEHMANN (1946) am *Tubifex*-Keim machen es nun wahrscheinlich, dass zwischen den beiden Systemen stoffliche Faktoren vermitteln. Mit Hilfe der Zentrifuge gelingt es nämlich, die zweite Reifungsspindel (Metaphase) vom animalen Eipol an den Eiäquator zu dislozieren. Sobald sie die Anaphase erreicht, löst sie in ihrer neuen Umgebung die Oberflächenunruhe aus. Diese läuft zunächst in der kernnahen Zone ab und breitet sich von hier allmählich aus. Bei den Reifungsteilungen und bei der ersten Furchungsteilung bilden sich charakteristische Protuberanzen. Die Reifungsprotuberanzen liegen polar (animal) und sind radiärsymmetrisch. Die Furchungsprotuberanzen dagegen entstehen über dem peripheren Pol der ersten Furchungsspindel im Eiäquator. Sie sind bilateralsymmetrisch (WOKER 1944, HUBER 1946). Unter dem Einfluss der zum Aequator verlagerten Reifungsspindel bilden sich nicht Reifungsprotuberanzen, sondern die typischen, bilateralsymmetrischen Furchungsprotuberanzen.

Analog zu den bekannten Induktionsvorgängen wird offenbar auch hier durch einen relativ unspezifischen Auslöser ein präformiertes System aktiviert.

Alle besprochenen Befunde führen mich übereinstimmend mit LEHMANN (1946) zu der Ansicht, dass die Oberflächentätigkeit vom Kernbereich durch langsam sich ausbreitende Stoffe aktiviert wird und dass sie eine Funktion der Eirinde ist. Auch die im vorhergehenden Abschnitt zusammengestellten Befunde über die experimentelle Dissoziierbarkeit von Kern- und Plasmateilung führen zum gleichen Schluss [1].

---

[1] Anmerkung bei der Korrektur. HOLTFRETER kommt auf Grund seiner Beobachtungen an lebenden Embryonalzellen ebenfalls zum Schluss, dass die phosphorlipoidhaltige Rinde bei der Zellteilung eine führende Rolle spiele (J. Morph. 79, S. 57 ff. 1946).

Die zytologischen Bilder, die bei polysperm befruchteten, geschnürten *Triton*-Eiern entstehen (Fankhauser 1925) können unter dieser Annahme ebensogut interpretiert werden, wie mit Hilfe der Oberflächenspannungstheorie. Auch die vom gleichen Autor (1929) beschriebene Furchung unter „Beteiligung kernloser Strahlungen (Cytaster)" spricht nicht gegen unsere Auffassung. Die Cytaster entstammen immer eingedrungenen Spermien. Solange sie sich teilen, spielen sie selbst die Rolle eines aktiven Kernbereiches und vermögen die Furchung anzuregen.

Somit sprechen heute mancherlei Befunde für die Ansicht, dass furchungserregende Wirkungen vom physiologischen Kernbereich ausgehen und zwar hauptsächlich während der Pro- und Metaphase.

3. *Analyse des Furchungsvorganges.*

Dass die genannten Prozesse der Oberflächenvergrösserung und der Plasmadurchschnürung in der Eirinde lokalisiert sind, haben Motomura (1935), Dan, Yamagita und Sugiyama (1937) und Monroy (1945) für das Seeigelei und Schechtman (1937) für das Ei von Triturus gezeigt. Ihre Beobachtungen lassen zwei Phasen der Plasmateilung vermuten (s. unten).

Auch die Beobachtungen an unbehandelten Keimen von *Tubifex* ergaben übereinstimmend mit den experimentellen Befunden, dass die Plasmateilung in zwei aufeinanderfolgende Prozesse zerfällt:

1. Die Oberfläche der mitotisch aktiven Zelle vergrössert sich zunächst sehr stark. Die Eirinde dehnt sich laminar besonders über dem Aster, der in die neu zu bildende Zelle zu liegen kommt. Diese Phase erwies sich als besonders empfindlich auf Naphthochinon (s. S. 77 ff. und 95).

2. Die vergrösserte Oberfläche kontrahiert sich in der Furchungszone, also im Spindelaequator. Dabei wird die neue Zelle abgeschnürt. Dieser Vorgang kann durch Phenanthrenchinon unterdrückt werden (s. S. 106 und 119).

Entgegen der Annahme von Spek (1918) geht demnach die Plasmateilung bei tierischen Eiern nicht in einer einzigen Phase vor sich.

Sie ist vielmehr ein komplexer Vorgang, an dem verschiedene Struktursysteme beteiligt sind. Nach Danielli (1945) ist sie an

Sol- Gel-Prozesse gebunden, die stofflich gesteuert werden. Die Plasmateilung läuft nach verschiedenen Autoren wie folgt ab (vgl. die diesbezügliche Zusammenstellung von LEHMANN 1945 *b*): Dort, wo beim Seeigelei die endoplasmatischen Strömungen gegen den Spindeläquator umbiegen, sammelt sich ein Ring von Plastingel an (CHAMBERS 1938, MARSLAND 1939, JUST 1939), der sich in der zweiten Furchungsphase kontrahiert (DANIELLI 1945, MONNÉ 1944) oder der, wie SCHECHTMAN (1937) und PEASE (1941, 42) annehmen, pseudopodienartig vorstösst und so den Zellkörper entzwei teilt. Dabei wandert die äussere Rindenschicht, das laminar leicht verschiebliche Plasmalemma, wahrscheinlich aktiv in die Furche ein (MOTOMURA, DAN, YAMAGITA und SUGIYAMA und SCHECHTMAN *l. c.*).

Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass das Naphthochinon beim *Tubifex*-Ei das Plasmalemma daran verhindert, sich lamellar zu dehnen. Dabei wird die Oberflächenunruhe im ersten und die Deformation der CD-Zelle im zweiten Zyklus stark gehemmt (s. S. 74 ff.). Bei der normalen Zweifachteilung schneidet die Furche auf der Höhe des Spindeläquators ein. Wie aus den Abb. 11 *a*, *b*, *c* und *d* hervorgeht, kann bei schwach geschädigten Keimen zunächst nur die Korrelation zwischen Spindeläquator und Furchungszone aufgehoben werden. Die Furche schneidet über dem äusseren Spindelpol durch. Es entstehen so abnorm kleine, kernlose AB-Zellen. In diesem Falle hat die Spindel also wohl in typischer Lage die Verwölbung einer Zellanlage induziert, die Furchungszone wurde jedoch zu hoch angelegt. Sie war nicht im Stande, die beiden Tochterkerne voneinander zu trennen. Bei nur schwach verkleinerten AB-Zellen können die Kerne auch deshalb abnorm verteilt werden, weil sich die Spindel unter dem Einfluss von Naphthochinon ungenügend streckt. Bei stärker gestörten Keimen dagegen kann sich der sukortikale Gelring offenbar überhaupt nicht mehr kontrahieren, wenn das Plasmalemma stark blockiert ist. Bei unvollständigen Zweizellern hat er sich nur soweit zusammengezogen, als die partiell versteifte Eirinde es gestattete (s. S. 85 und 87). Die unvollständigen Furchen können symmetrisch oder asymmetrisch einschneiden. Die Furche wird wahrscheinlich dann nur einseitig angelegt, wenn sich das subkortikale Gel infolge gestörter Strukturverhältnisse nur einseitig angesammelt hat.

Die Versuche mit Phenanthrenchinon zeigen umgekehrt, dass die Plasmateilung noch nicht garantiert ist, wenn sich die Rinde genügend vergrössern kann (s. S. 110). Phenanthrenchinon, das die Gelbildung offensichtlich erschwert, verhindert den Gelring sich zusammenzuziehen und gleichzeitig macht es die Eirinde erhöht beweglich. Wie gezeigt wurde, können sich dabei teilungsunfähige CD-Zellen abnorm stark vergrössern (Abb. 18).

Die Annahme, dass am Plasmateilungsmechanismus im wesentlichen zwei Struktursysteme beteiligt sind, erlaubt es, meine experimentellen Befunde ohne Schwierigkeit zu erklären. Versuche mit weiteren antimitotischen Stoffen werden es vielleicht ermöglichen, die Vorgänge bei der Plasmateilung noch weiter aufzuklären.

V. ZUSAMMENFASSUNG

A. **Methodisches.**

1. In der vorliegenden Arbeit wurde die Reaktion des *Tubifex*-Eies auf die Behandlung mit den antimitotischen Stoffen 1, 4-Naphthochinon und 9, 10-Phenanthrenchinon genauer untersucht. Ich verbrachte die Keime im Metaphasestadium der ersten Furchungsteilung entweder in verschieden konzentrierte Lösungen (Dauer-Behandlung) oder ich behandelte sie mit starken Konzentrationen während verschiedener Zeitabschnitte (Kurzbehandlung).

2. Mit Hilfe der Dauerbehandlung ermittelte ich die Wirkungsbreite der beiden Stoffe. Sie ist einerseits durch die Konzentration begrenzt, bei der die Furchungsteilungen sofort blockiert werden und andererseits durch die Konzentration, bei der die Entwicklung eben noch normal verläuft (s. S. 66 ff).

3. Um die mitosehemmende Wirkung genauer zu charakterisieren, unterschied ich innerhalb der Wirkungsbreite die folgenden Störungsbereiche (s. S. 67):

a) Antimitotischer Bereich. Er umfasst die Konzentrationen, bei denen innerhalb 24 Stunden maximal 10 Zellen gebildet werden.

b) Anormogenetischer Bereich. Konzentrationen, bei denen die Entwicklung abnorm verläuft (keine Embryobildung).

c) Zytolysebereich. Konzentrationen, bei denen die Keime innert 24 Stunden zytolysieren.

Die Wirkungsbreite, sowie die genannten Störungsbereiche können durch die Quotienten der Konzentrationen gekennzeichnet werden, welche die einzelnen Bereiche begrenzen. Zu einem Bereich gehören alle Konzentrationen, bei denen die *Mehrzahl* der Keime in der definierten Weise blockiert wird oder atypisch furcht.

B. **Versuche mit Naphthochinon.**

4. Die Wirkungsbreite erstreckt sich über den Konzentrationsbereich von 1 : 3 M bis 1 : 40 M. Ihr Quotient ist 13. Naphthochinon wirkt bei der Konzentration 1 : 2 M stark zytolytisch.

Der antimitotische Bereich liegt zwischen 1 : 3 M und 1 : 9 M. Sein Quotient beträgt 3.

Der anormogenetische Bereich geht von 1 : 10 M bis 1 : 17 M. Sein Quotient ist rund 2.

Der antimitotische Bereich ist scharf gegen den Zytolyse-Bereich abgegrenzt. Die übrigen Bereiche überlagern sich stark. Naphthochinon wirkt bei keiner Konzentrationsstufe rein anormogenetisch (s. Abb. 1). Im Ganzen ist die Entwicklungsleistung jedoch deutlich konzentrationsabhängig (s. S. 67 f).

5. Naphthochinon vermag die Keime auf dem Einzellenstadium zu blockieren. Keime, die zur ersten Furchungsteilung anlaufen, können mit unvollständig abgeschnürter AB-Zelle stehen bleiben. Bei schwächer gestörten Keimen kann die Entwicklung in der Interphase des zweiten Zyklus oder während der zweiten Furchungsteilung blockiert werden (s. S. 70 ff). Blockierte Keime können tagelang am Leben bleiben.

6. Die Furchung wird nicht augenblicklich stillgelegt. Sie wird zuerst verlangsamt. Der Grad der Verzögerung ist konzentrationsabhängig (s. S. 75 ff).

7. Die Furchung wird phasenspezifisch verzögert und zwar dann, wenn sich die Zelloberfläche während der Anaphase

vergrössern sollte. Naphthochinon verhindert offenbar die Eirinde, sich normal zu verformen (s. S. 81).

8. Wenn die Kernteilung in der Metaphase des Einzellers aufgehalten wird, so bleiben die Keime ungeteilt, ohne sich zu verformen. Sobald die Kernteilung über die Metaphase hinaus abläuft, setzt die Oberflächenunruhe ein. Sie wird aber gehemmt und verlangsamt. Entweder runden sich die Keime wieder ab (zweikernige Einzeller) oder es wird eine zweite Zelle angelegt (unvollständige Zweizeller). Während also die Plasmateilung durch Naphthochinon noch stark gehemmt wird, kann die Kernteilung schon normal ablaufen. Die beiden Vorgänge sind demnach dissoziierbar, was auf ihre relative Selbständigkeit hinweist (s. S. 82 *ff*).

9. Keime, die in der Interphase des zweiten Zyklus blockiert werden, zeigen keine Oberflächenaktivität. Sobald sie jedoch die zweite Metaphase zu erreichen vermögen, setzt sie ein. Sie wird indessen stark gehemmt. Kern- und Plasmateilung können gleich stark verzögert sein oder die Kernteilung läuft mit normaler Geschwindigkeit. Im letzteren Fall kann die Plasmateilung entweder nachhinken oder ganz unterbleiben (zweikernige CD-Zellen, s. S. 88 *ff*).

10. Naphthochinon wirkt vor allem auf die Zelloberfläche. Nennenswerte endoplasmatische Störungen finden sich nur bei den blockierten Einzellern, die in der Metaphase stehen blieben. Hier wurden die Spindeln bei 4—5-stündiger Behandlung reduziert und die Chromosomen pyknotisch.

11. Die zweite Zelle wird immer über dem äusseren Pol der ersten Teilungsfigur gebildet, und die Furche schneidet auf der Höhe des Spindeläquators ein. Die Lagekorrelation zwischen Furchungszone und Spindeläquator wird in seltenen Fällen (unspezifische Störung) aufgehoben. Dabei bildet sich die Furche über dem Aster, der normalerweise in die neuentstehende Zelle zu liegen kommt (räumliche Dissoziation zwischen Kern- und Plasmateilung). Dieser Befund wurde für die Physiologie der Zellteilung ausgewertet (s. Abb. 91 und S. 139).

12. Die Kurzbehandlung ergab, übereinstimmend mit den Dauerbehandlungseffekten, dass Naphthochinon rasch wirkt.

Nur eine Behandlungsdauer von weniger als 5 Minuten mit der starken Konzentration 1: 2 M ist unwirksam (s. S. 122). Nach einer Behandlungsdauer von 65 Minuten blieben 100% der Keime als Einzeller stehen. Die Entwicklungsleistung ist deutlich von der Behandlungsdauer abhängig (s. Tab. VII). Die Entwicklung wird irreversibel stillgelegt. Die Keime können sich nicht erholen. Sie bleiben jedoch tagelang am Leben (s. S. 123 *f*).

13. Die zytologischen Effekte nach Kurzbehandlung sind viel tiefgreifender als nach 4—5-stündiger Dauerbehandlung. Viele Störungen sind typisch „phenanthrenchinonartig". Es fällt besonders auf, dass Naphthochinon hier stark karyoklastisch wirkt, was sich in starken Pyknosen oder völlig „leeren" Keimen zeigt. Bei schwächer gestörten Keimen bilden sich Karyomerenkerne oder Dauerspindeln, oder es entstehen Bilder, wie sie auch für die Dauerbehandlung typisch sind (s. S. 124 *ff*).

C. **Versuche mit Phenanthrenchinon.**

14. Die Wirkungsbreite erstreckt sich über den Konzentrationsbereich von 1: 6 M bis 1: 200 M. Ihr Quotient ist 33.

Der antimitotische Bereich liegt zwischen 1: 7 M und 1: 25 M. Sein Quotient beträgt rund 4.

Der anormogenetische Bereich geht von 1: 30 M bis 1: 50 M. Der Quotient ist ungefähr 2. Die anormogenetische Wirkung macht sich jedoch noch bis zur Konzentration 1: 200 M bemerkbar. Die Wirkung von Phenanthrenchinon schwankt innerhalb grosser Konzentrationsbereiche: zytolytische, antimitotische und anormogenetische Effekte überschneiden sich stark. Im Gegensatz zum Naphthochinon wirkt es aber, abgesehen von der Zytolyse, in einem schmalen Konzentrationsintervall rein anormogenetisch (s. Abb. 15). Die Entwicklungsleistung ist deutlich konzentrationsabhängig (s. S. 97).

15. Auch Phenanthrenchinon kann die Entwicklung auf dem Einzellenstadium aufhalten. Keime, die zur ersten Furchung anlaufen, vermögen meist eine zweite Zelle abzuschnüren. Unvollständige Zweizeller sind dementsprechend sel-

t e n e r als bei Naphthochinonbehandlung. Die Furchung kann in der Interphase des zweiten Zyklus oder in dessen Endphase gestoppt werden. Dabei wirkt Phenanthrenchinon merkwürdig ungleichmässig. Im Unterschied zum Naphthochinon kann es auch bei stärksten Konzentrationen n i c h t verhindern, dass Zweizeller gebildet werden (s. S. 98 *ff*).

16. Phenanthrenchinon wirkt w e n i g h e m m e n d auf die Oberflächentätigkeit. Im ersten Zyklus bilden sich meist normale Protuberanzen, sofern die Furchung überhaupt anläuft. Im zweiten Zyklus deformiert sich die CD-Zelle fast immer synchron mit den Kontrollkeimen (s. S. 101 *ff*). Die dritte Zelle kann aber trotzdem nicht immer abgeschnürt werden. Oft verformt sich die CD-Zelle übermässig stark, ohne dass eine Furche gebildet wird. Es kann also hier nicht wie bei Naphthochinonbehandlung eine zu wenig vergrösserte Zelloberfläche dafür verantwortlich gemacht werden, dass die Keime nicht furchen können (s. S. 105).

17. Der Umstand, dass die beiden Chinone verschieden auf die Zelloberfläche wirken, gestattet es, den Teilungsvorgang in zwei Phasen zu zerlegen: 1. Die ana-telophasische Oberflächenvergrösserung, die stark durch Naphthochinon und wenig oder gar nicht durch Phenanthrenchinon behindert wird. 2. Die Furchenbildung, die weniger von Naphthochinon und viel stärker von Phenanthrenchinon betroffen wird (s. S. 106).

18. Wird die Kernteilung im ersten Zyklus in der Metaphase blockiert, so lösen sich Chromosomen und Spindelapparat auf. Dabei unterbleibt die Oberflächenunruhe. Wenn die Kernteilung ablaufen kann, so bilden sich normale Protuberanzen, denen jedoch keine Plasmateilung folgt. Die Ruhekerne dieser zweikernigen Einzeller sind verändert. Oft sind sie in Fragmente zerfallen (s. S. 106 *ff*).

19. Die in der Interphase des zweiten Zyklus gestoppten Zweizeller zeigten keine oder nur sehr schwache Oberflächenunruhe. Ging der Kernphasenwechsel im ersten Zyklus in der Aequatorialplatte vor sich, so sind nur die CD-Zellen mit je einem (tetraploiden) Kern versehen und die AB-Zellen sind kernlos. Wurde die Furchungszone verlagert, so blieben die Tochterkerne der ersten Teilung in der CD-Zelle liegen. Die AB-Zelle ist dann ebenfalls kernlos (s. S. 111 *f*).

20. Bei allen Keimen, die in den zweiten Zyklus eintraten, war die Oberfläche aktiv. Die CD-Zellen verformten sich auch dann normal, wenn die Kernteilung nicht über die Metaphase hinaus kam. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass sich der Kernteilungsapparat bei Konzentrationen bilden kann, bei denen er sich alsbald in der Metaphase wieder auflöst. Dabei trennen sich die Asteren von den Spindeln und bleiben länger erhalten als diese. In Grenzfällen können sich „leere" CD-Zellen normal teilen. Kern- und Plasmateilung sind demnach auch durch Phenanthrenchinon dissoziierbar, indem die Plasmateilung stark unabhängig von den Schäden des Kernapparates vor sich gehen kann (s. S. 112 *ff*).

21. Auch Phenanthrenchinon dringt rasch in die Keime ein. Nur eine Kurzbehandlung von 5 Minuten ist unwirksam. Wirkt der Stoff länger, so wird die Furchung vorübergehend stark gehemmt oder gar blockiert. Die Keime erholen sich jedoch im Gegensatz zu Nachi-behandelten und teilen sich mit atypischem Muster weiter (s. S. 130).

22. Stark geschädigte Keime zytolysieren am ersten oder zweiten Tag. Die übrigen sind, verglichen mit den Dauerbehandlungseffekten, wenig gestört. Wie bei der Kurzbehandlung mit Naphthochinon entstehen Karyomerenkerne oder es finden sich blockierte Metaphasen, Chromosomenpyknosen und „leere" Keime. Die „Blastulae" sind weitgehend normal bekernt. Gelegentlich finden sich kernlose und zweikernige Zellen, die gleich entstehen, wie bei Dauerbehandlung (s. S. 131 *f*).

23. In einem besonderen Kapitel werden im Anschluss an die vorliegenden Versuchsergebnisse die Wirkungsquantitäten und -qualitäten antimitotischer Stoffe (Colchicin, Stilböstrol, Benzochinon) diskutiert. Weiter werden die Befunde für die Physiologie der Zellteilung ausgewertet (s. S. 135 *ff*).

VI. LITERATURVERZEICHNIS

1940. Bucher, O., *Die Gewebezüchtung als Methode der morphologischen und physiologischen Forschung.* Ciba-Zeitschrift, *74.*

1924. Chambers, R., *The physical structure of protoplasm as determined by microdissection and injection.* In Cowdry, E. V., General cytology. The University of Chicago Press.

1938. —— *Structural aspects of cell division.* Arch. exper. Zellforsch., *22.*

1928. Dalcq, A., *Les bases physiologiques de la fécondation et de la parthénogénèse. Les problèmes biologiques*, XI. Les Presses universitaires de France, Paris.

1937. Dan, K., Yamagita, T. und Sugiyama, M., *Behavior of the cell surface during cleavage.* Protoplasma, *38.*

1945 *a.* Danielli, J. F., *The cell surface and cell physiology.* In Bourne, G., Cytology and Cell Physiology. Oxford Univ. Press.

1945 *b.* —— J. F., *Some reflections on the forms of simpler cells.* In Le Gros Clark, W. E., and Medawar, P. B., Essays on Growth and Form. Oxford Univ. Press.

1925. Fankhauser, G., *Analyse der physiologischen Polyspermie des Triton-Eies auf Grund von Schnürungsexperimenten.* Roux' Arch., *105.*

1929. —— *Ueber die Beteiligung kernloser Strahlungen (Cytaster) an der Furchung geschnürter Triton-Eier.* Rev. suisse Zool., *36.*

1934. Geitler, L., *Grundriss der Cytologie.* Gebr. Bornträger, Berlin.

1931. Gray, J., *A Text-Book of experimental cytology.* Cambridge Univ. Press.

1945. Huber, W., *Der Mitoseablauf bei Tubifex unter dem Einfluss von Naphtho- und Phenanthrenchinon.* Rev. suisse Zool., *52.*

1946. —— *Der normale Formwechsel des Mitoseapparates und der Zellrinde beim Ei von Tubifex.* Rev. suisse Zool., *53.*

1939. Just, E. E. *The biology of the cell surface.* P. Blakistons son, Philadelphia.

1941. Lehmann, F. E., *Die Zucht von Tubifex für Laboratoriumszwecke.* Rev. suisse Zool., *48.*

1942. —— *Die Prüfung zellteilungshemmender Stoffe an einem neuen Testobjekt.* Verh. Verein Schweiz. Physiol., Juni 1942.

1943. —— *Die Zustandsänderungen der Furchungsmitosen von Tubifex in ihrer Abhängigkeit von chemischen Einflüssen.* Rev. suisse Zool., *50.*

1945 *a.* —— *Der Auf- und Abbau des Mitosesapparates beim Tubifex-Ei und seine stoffliche Beeinflussbarkeit.* Rev. suisse Zool., *52.*

1945 *b.* —— *Einführung in die physiologische Embryologie.* Lehrbücher und Monographien aus dem Gebiet der exakten Wissenschaften 5, Birkhäuser, Basel.

1946. Lehmann, F. E,. *Mitoseablauf und Bewegungsvorgänge der Zellrinde bei zentrifugierten Keimen von Tubifex.* Rev. suisse Zool., *53.*

1946. —— und Hadorn, H., *Vergleichende Wirkungsanalyse von zwei antimitotischen Stoffen, Colchicin und Benzochinon, am Tubifex-Ei.* Helv. Physiol. Acta, *4.*

1940. Lehmann, F. E. und Woker, H., *Verschwinden embryonaler Zellkerne von Tubifex nach Colchicinbehandlung.* Verh. Schweiz. Naturf. Ges., S. 181.

1932. Lindahl, P. E., *Ueber den feineren Bau der Rinde des Seeigeleies.* Protoplasma, *16.*

1945. Luescher, M., *Vergleich der Stilböstrol- und Colchicinwirkung auf die Mitose des Tubifex-Eies.* Rev. suisse Zool., *52.*

1938. Marsland, D. A., *The effects of high hydrostatic pressure upon cell division in Arbacia eggs.* J. Cell. a. Comp. Physiol., *12.*

1939. —— *The mechanism of cell division. Hydrostatic pressure effects upon dividing egg cells.* J. Cell. a. Comp. Physiol., *13.*

1945. Meier, R., und Allgoewer, M., *Zur Charakterisierung zellteilungswirksamer Substanzen an der Gewebekultur.* Exper., *1.*

1942. Monné, L., *Submikroskopische Strukturtypen des Cytoplasmas.* Arkiv f. Zoologi (Stockholm), *34 B.*

1943. Monné, L., *The induced birefringence of the jelly coat of the sea urchin eggs.* Arkiv f. Zoologi (Stockholm), *35 B.*

1944. —— *Cytoplasmic structure and cleavage pattern of the sea urchin egg.* Arkiv f. Zoologi (Stockholm), *35 A.*

1945. Monroy, A., *Di alcuni fenomeni corticali che accompagnano la fecondazione e le prime divisioni dell'uovo di riccio di mare.* Exper., *1.*

1937*a*. Moellendorff, W. v., *Zur Kenntnis der Mitose I.* Arch. exper. Zellforsch., *21.*

1937*b*. —— *Zur Kenntnis der Mitose II.* Z. Zellforsch., *27.*

1938. —— *Zur Kenntnis der Mitose IV.* Z. Zellforsch., *28.*

1942. Needham, J., *Biochemistry and Morphogenesis.* Cambridge Univ. Press.

1941. Pease, D. C., *Hydrostatic pressure effects upon the spindle figure and chromosome movements. 1. Experiments on the first mitotic division of Urechis eggs.* J. Morph., *69.*

1942. Pease, D. C. *The inhibition of fertilization and elevation by high hydrostatic pressure.* J. Cell. a. Comp. Physiol., *19.*

1945. Runnström, J. and Monné, L., *On changes in the properties of the surface layers of the sea urchin egg due to varying external conditions.* Arkiv f. Zoologi (Stockholm), *36 A.*

1945. —— —— *On some properties of the surface-layers of immature and mature sea urchin eggs, especially the changes accompanying nuclear and cytoplasmic maturation.* Arkiv f. Zoologi, *36 A.*

1943. Runnström, J., Monné L. and Broman, L., *On some properties of the surface layers in the sea urchin egg and their changes upon activation.* Arkiv f. Zoologi (Stockholm), *35 A.*

1937. Schechtman, A. M., *Localized cortical growth as the immediate cause of cell division.* Science, 85.

1918. Spek, J., *Oberflächenspannungsdifferenzen als Ursache der Zellteilung.* Roux' Archiv, *44.*

1943. Woker, H., *Phasenspezifische Wirkung des Colchicins auf die ersten Furchungsteilungen von Tubifex.* Rev. suisse Zool., *50.*

1944. —— *Die Wirkung des Colchicins auf Furchungsmitosen und Entwicklungsleistungen des Tubifex-Eies.* Rev. suisse Zool., *51.*

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 155
Tome 54, nº 5. — Janvier 1947.

Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Catalogue des Types et des exemplaires de Cônes,

figurés ou décrits par Hwass, Bruguière, Lamarck, de Lessert, Kiener et Chenu, se trouvant au Musée de Genève

par

G. MERMOD
Conservateur de Malacologie.

Avec 4 figures dans le texte.

INTRODUCTION

A partir de 1840 environ, de nombreux travaux malacologiques indiquent que la collection du baron Benjamin de Lessert, à Paris, renferme de nombreux types de Cônes, et que les plus intéressants sont ceux qui furent figurés et décrits dans l'*Encyclopédie méthodique* par Bruguière vers 1792.

Des renseignements complets nous ont été fournis par Lamy [1] sur Hwass (1731-1803), riche collectionneur d'origine danoise qui vécut longtemps à Paris, y mourut, et sur Bruguière (1750-1798).

Les Cônes de la collection de Lessert renferment-ils tout ou partie des exemplaires figurés dans les planches 315-347 de l'*Encyclopédie méthodique* ? C'est une des questions que je me suis proposé

[1] *Journ. de Conchyliologie*, 1930, p. 42; voir également Brunn, *Videnskab. Medelelser*. Copenhague, 1944-45, vol. 108, pp. 95-100.

de résoudre dans ce travail [1] en revoyant tout ce que le Musée de Genève possède en fait de Cônes.

Les 276 figures, contenues dans les 33 planches de l'*Encyclopédie*, furent gravées par ordre de Hwass; elles étaient destinées à être publiées dans un travail de cet auteur qui ne parut pas [2]. Hwass donna à son ami Bruguière l'autorisation de publier dans l'*Encyclopédie* ses planches gravées et la permission d'utiliser son manuscrit [3]. Ces données ressortent clairement des renseignements fournis par Lamarck, *Histoire des Animaux sans vertèbres*, vol. 7, p. 442, et par Bruguière lui-même au commencement de son travail sur les *Conus*, *Encyclopédie méthodique Vers*, vol. 1, p. 598. Voici cette dernière citation: « Je dois prévenir le lecteur que la définition, les divisions de ce genre et les phrases latines des espèces et des variétés appartiennent à Hwass et que l'on ne doit regarder comme mon travail que le tableau français des différences spécifiques, les observations générales sur le genre des Cônes, le complément de la synonymie des espèces, et enfin leur description. »

Un certain nombre d'auteurs considèrent que les espèces décrites dans l'*Encyclopédie*, n'ayant paru que dans un travail de Bruguière, doivent être considérées comme étant de cet auteur. Ils n'admettent les désignations de Hwass, qui sont du reste identiques à celles de Bruguière, que comme simples « nomen nudum ». Je pense que cette façon de voir est celle qui s'accorde le mieux avec l'esprit de l'article 25 des Règles de la nomenclature. Cependant, dans le cas présent, alors que Bruguière lui-même déclare que les dénominations ont été faites par Hwass, il est normal de citer ce dernier. J'ai donc toujours donné comme

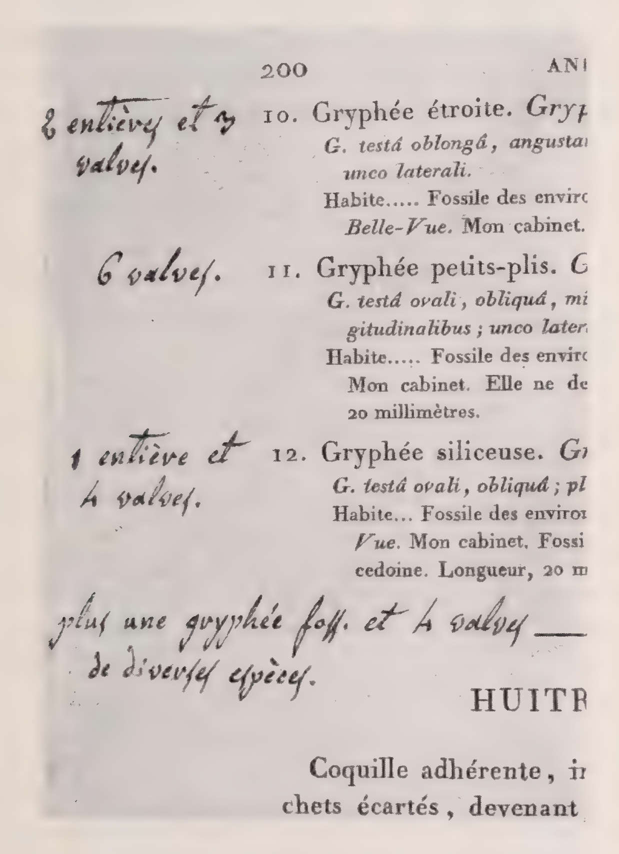
---

[1] Cette recherche m'a été partiellement suggérée par M. Dodge, malacologiste américain qui, par lettre, me demandait s'il est vrai que le musée de Genève possède tout ou partie des exemplaires des Cônes figurés de la Coll. Hwass. Dans ma réponse, je lui donnai une première liste de nos Cônes, que j'avais reconnus comme ayant été figurés par Bruguière dans son *Encyclopédie méthodique*. Cette lettre, traduite par Dodge a été publiée dans *Nautilus*, Philadelphie, 1946, vol. 59, pp. 97-101.

[3] D'après Lamy, *Journ. de Conch.*, 1930, p. 48, les originaux de ses planches ainsi que leurs explications furent données par Hwass, un peu avant sa mort, à son ami Schumacher, médecin danois, ayant vécu à Paris vers 1817.

[2] La mort prématurée de Bruguière empêcha l'explication des planches de l'*Encyclopédie* de paraître dans le texte de cet ouvrage. Lamarck, *An. s. vert.*, vol. 7, 2e part., p. 442, dit: « Etant à portée de suppléer à ce que Bruguière n'eut pas le temps d'exécuter lui-même, j'indiquerai donc les figures des originaux d'après lesquels les espèces du genre Cône ont été déterminées. »

auteur Hwass in Brug. Dans son catalogue des Cônes, Tomlin [1] n'a admis que le nom de Brug, il en est de même pour Thiele [2]. Par contre, dans leurs monographies, Reeve et Tryon adoptent celui de Hwass.



200 AN

2 entières et 3 valves.

10. Gryphée étroite. *Gry*

G. testâ oblongâ, angusta

unco laterali.

Habite..... Fossile des envir

Belle-Vue. Mon cabinet.

6 valves.

11. Gryphée petits-plis. G

G. testâ ovali, obliquâ, mi

gitudinalibus ; unco later

Habite..... Fossile des envir

Mon cabinet. Elle ne de

20 millimètres.

1 entière et 4 valves.

12. Gryphée siliceuse. *G*

G. testâ ovali, obliquâ ; pl

Habite... Fossile des enviro

Vue. Mon cabinet. Fossi

cedoine. Longueur, 20 m

plus une gryphée foss. et 4 valves de diverses espèces.

HUITR

Coquille adhérente, i

chets écartés, devenant

Fig. 1.

Fragment d'une page de *l'Histoire des Animaux sans vertèbres.* annoté par Mlle Rosalie de Lamarck.

Kiener (1799-1881), dans le fascicule des Cônes de son *Species général et Iconographie des coquilles vivantes*, nomme toujours la collection d'où proviennent les échantillons qu'il représente. C'est

[1] *Proc. mal. soc.*, 1936-37, vol. 22, p. 205.

[2] *Handbuch der system. Weichtierkunde*, Iena, 1931, vol. 1, p. 373.

ainsi que celles de Lamarck et de Lessert sont citées un très grand nombre de fois. La collection Lamarck, qui fait partie de celle de de Lessert, au Musée de Genève, devrait renfermer la majeure partie des exemplaires que KIENER a figurés dans son travail. Malheureusement la révision de nos Cônes m'a révélé de la part de l'auteur du *Species* un grand nombre d'erreurs. Ces dernières peuvent être décelées d'une façon certaine dans la plupart des cas, grâce au fait que le Musée de Genève possède un exemplaire de l'*Histoire des Animaux sans vertèbres*[1], ayant appartenu à LAMARCK et annoté par sa fille Mlle ROSALIE DE LAMARCK après que son père fut devenu aveugle. Celle-ci avait noté le nombre des exemplaires que son père possédait pour chaque espèce, en outre, LAMARCK indique presque toujours dans son texte les dimensions, en pouces et lignes, de l'exemplaire qu'il considérait comme le plus intéressant ou comme son Type, lorsqu'il décrivait lui-même l'espèce.

Dans les cas fréquents où LAMARCK ne possédait qu'un seul exemplaire, dont il donne la dimension exacte, il est donc facile de constater que, maintes fois, les données de KIENER ne correspondent pas à celles de LAMARCK; il y a donc erreur manifeste. Nous les avons relevées dans chaque cas, au cours de cette énumération. Cette série d'inexactitudes dans le travail de KIENER a accrédité, parmi les spécialistes, l'idée que la collection Lamarck à Genève devait posséder un nombre beaucoup plus considérable d'échantillons et de Types que ce n'est le cas en réalité. Sans vouloir amoindrir la valeur de cette collection, je crois rendre service aux spécialistes en leur indiquant exactement ce que le Musée de Genève renferme actuellement. Dans notre collection, les exemplaires de Cônes qui proviennent de LAMARCK, portent à l'intérieur de l'ouverture le numéro d'ordre adopté pour les *Conus* dans son *Histoire des Animaux sans vertèbres* (vol. 7, 2e partie, pp. 440-526), puis l'indication « Cll. Lam. ». Ces inscriptions sont probablement de la main de VALENCIENNES (1794-1865) collaborateur, puis

[1] Ces annotations, qui jusqu'ici étaient considérées comme étant toutes de la main de LAMARCK, ont pu être attribuées en très grande majorité, et avec certitude, à sa fille Rosalie, grâce à des documents inédits que M. Ranson du Muséum de Paris a eu l'amabilité de me communiquer. Il y a dans ces notes certains signes graphiques qui montrent une similitude surprenante entre l'écriture du père et de sa fille. C'est la raison pour laquelle on a attribué si longtemps le tout à LAMARCK lui-même (voir les figures 1 et 2).

Cerithium giganteum, analogue vivant de la coquille fossile, connue sous ce nom.

cette coquille, qui paroit unique et la 1ère observée vivante de cette espèce, fut apportée à Dunkerque, en décembre 1810, par un anglois nommé Matthews Tristram, qui faisoit partie d'un batiment anglois alors à Dunkerque.

ce marin anglois avoit encore plusieurs autres coquillages dont plusieurs sont connus pour habiter les mers de la nouvelle hollande tels que des faisans, le trochus cookii, &c.

interrogé sur la manière dont il s'étoit procuré la belle Cérite qu'il possédoit, il répondit qu'étant embarqué sur la flutte le Swallow, il avoit navigué dans la mer du Sud, et qu'un jour ayant attaqué, la sonde à la main, les bancs de rochers en avant de la nouvelle hollande, et que lui-même chargé d'une partie de ces opérations, se servant alors d'une sonde de nouvelle invention, qui rapporte avec elle ce qu'elle peut ramasser au fond des eaux, il avoit ainsi retiré cette coquille du fond de la mer, avec des coraux blancs [des madrépores] et autres objets marins.

il ajouta qu'il n'avoit eû que ce seul individu, et que comme il étoit cassé, on n'en voulut point à son retour en Angleterre, ou du moins on en fit assez peu de cas pour ne lui en point donner ce qu'il en demandoit.

Denys montfort en fit l'emplette, ainsi que quelques autres des coquilles de cet anglois qui contenoient un sable conchylifère assez intéressant. c'est de ce d.ᵗ que j'en fis l'acquisition connoissant l'importance pour la zoologie du nouveau fait que présente cette belle coquille.

7 janvier 1811.

Lm

FIG. 2.

Document écrit par LAMARCK lui-même; sauf la correction du second mot, de la main de Mlle R. de LAMARCK.

successeur de LAMARCK au Muséum de Paris, et non pas de CHENU (1808-1879) conservateur du Musée conchyliologique DE LESSERT, comme nous l'avions pensé au premier abord. Par contre, les Cônes qui faisaient partie de la collection Sollier portent dans l'ouverture un petit « S »[1] caractéristique, très ancien. Or, nous savons que la collection HWASS fut achetée par M. le comte SOLLIER DE LA TOUCHE, puis acquise par le professeur Cl.-M. RICHARD (1754-1821)[2]. Elle fut rachetée ensuite par le duc DE RIVOLI (prince MASSÉNA). Ce dernier la revendit, en même temps que sa collection conchyliologique (qui renfermait déjà celle de Lamarck) à M. le baron BENJAMIN DE LESSERT (1773-1847)[3]. Cette dernière collection ayant passé, à la mort de son propriétaire, entre les mains de son frère M. François DE LESSERT, fut léguée en 1869, par les héritiers de ce dernier, Mmes HOTTINGER et BARTHOLDI, à la Ville de Genève, en même temps que des collections botaniques très importantes (Herbier de Lessert) qui se trouvent au Conservatoire botanique de la Ville de Genève.

Ainsi que la plupart des collections anciennes, ces deux « cabinets de coquilles » ont donc subi beaucoup de transferts. De ce fait, les chances d'erreurs et de mélanges d'étiquettes sont devenues plus nombreuses.

En 1835, DESHAYES s'est plaint amèrement du fait qu'il n'avait pas été autorisé à examiner la collection de LAMARCK alors qu'elle faisait encore partie de la galerie du prince MASSÉNA. La publication de la deuxième édition, par DESHAYES, de l'ouvrage de LAMARCK s'en ressentit gravement[4]. Dans un certain nombre de cas, malheureusement trop rares, LAMARCK ou sa fille avaient pris la précaution d'écrire le nom de l'espèce sur la coquille. Ces

---

[1] Voir la figure du *C. gloria-maris* Ch., p. 184, fig. 4 du présent travail.

[2] *Journ. de Conch.*, 1930, p. 58.

[3] Un neveu de B. DE LESSERT, M. Adolphe DE LESSERT (1809-1869) fit un séjour prolongé aux Indes, etc. de 1834-39 et 1847; il y fit des collections importantes de Mammifères, d'Oiseaux, d'Arthropodes et de Mollusques; ces derniers furent décrits par CHENU et par GUÉRIN MÉNNEVILLE. (Voir *Souvenirs d'un Voyage dans l'Inde exécuté de 1834-1839*. Paris, 1843, 133+98 p., 35 pl.)

[4] LAMARCK *Hist. d. Anim. sans vertèbres*, 2e édit., par DESHAYES, 1835, vol. 6. Introduction, p. IV. Cet ostracisme à l'égard de DESHAYES s'explique peut-être par le fait que KIENER, qui devait être à ce moment conservateur de la Galerie Masséna, fut pris à partie, parfois assez rudement, à propos de ses publications, par DESHAYES.

inscriptions, qui ne peuvent être confondues avec d'autres, donnent alors une certitude absolue quant à la provenance.

Dans beaucoup d'autres cas, les exemplaires sont accompagnés d'une étiquette manuscrite de LAMARCK ou de sa fille. Celles-ci, par contre, ne donnent pas une certitude absolue car, au cours des années et des nombreux transferts, elles ont pu être mélangées au contenu d'autres boîtes ou collées sur de faux cartons. J'ai pu vérifier ce fait pour plusieurs espèces. Une autre alternative peut se présenter dans la collection Lamarck: la coquille est munie de l'inscription caractéristique « Cll. Lam. N° ... » mais elle porte en outre le « S » de la collection Sollier. Il n'est pas toujours possible, dans ce cas, de savoir s'il s'agit d'une erreur d'inscription de la part de VALENCIENNES ? ou si LAMARCK est entré en possession de quelques-uns des spécimens de la collection de son ami HWASS. Cette dernière supposition est invraisemblable car, du moment que l'exemplaire est muni d'un « S » (qui signifie collection Sollier), il appartenait déjà en ce moment à ce dernier et non plus à HWASS. Lorsque la description publiée par BRUGUIÈRE dans l'*Encyclopédie*, ainsi que les dimensions, correspondent à l'exemplaire marqué d'un « S », on peut être presque certain que l'on a bien à faire au spécimen de HWASS. C'est encore le cas, et avec une certitude absolue cette fois, lorsque la figure de l'*Encyclopédie* correspond par ses détails de forme, de taille et d'ornementation avec l'exemplaire[1].

Il peut arriver que les figures de l'*Encyclopédie* soient manifestement mauvaises ou imprécises, l'identification de l'exemplaire figuré reste alors incertaine, voire impossible.

En résumé, pour ce qui concerne la collection Hwass, j'ai pu retrouver à Genève à peu près la moitié des Types ou des exemplaires figurés dans l'*Encyclopédie* de BRUGUIÈRE.

Les travaux qui parlent de la collection de Lessert[2] disent qu'elle devait contenir des *Conus* ayant appartenu au capitaine COOK, à Mme DE BANDEVILLE, à M. VALENTYN, à M. CASTELLIN et enfin surtout à la collection du colonel TEISSIER. J'indiquerai, au cours de mon énumération, lorsqu'il sera possible de le faire avec

[1] Voir, dans le présent travail, fig. 3, p. 173, *var. H.* (*C. cedo-nulli var. granadensis* Hw. in Brug.).

[2] *Notice sur le Musée conchyliologique de M. le baron Benjamin de Lessert* par CHENU, Paris, 1844, et LAMY, *Journ. de Conchyl.*, 1930.

certitude, quelles sont les coquilles qui proviennent de ces différentes collections, plus ou moins historiques.

Les quelques *Conus* figurés par DE LESSERT, *Recueil de Coquilles de la collection Lamarck*, 1841, pl. 40, sont présents dans notre collection. Il en est de même pour la majorité des exemplaires que CHENU a figurés dans les deux planches de Cônes (I et IV) de ses *Illustrations conchyliologiques*; elles ont paru, la première en 1853 et la quatrième en 1847 [1].

Le même auteur a publié son *Manuel de Conchyliologie* en 1859 avec de nombreuses figures de Cônes. J'ai pu identifier un certain nombre de ses exemplaires originaux. Les figures, gravées sur bois, manquent parfois de fidélité dans les détails [2].

Ce préambule est destiné à donner les principales sources utilisées pour mes identifications, ainsi que les différents cas qui se sont présentés au cours de cette recherche.

Voici donc, afin d'en faciliter la consultation, l'énumération des espèces citées dans l'ordre alphabétique des noms latins. Je n'y ai tenu aucun compte des très nombreuses coupures génériques ou subgénériques adoptées par les auteurs; ceci à l'exemple du *Catalogue des Cônes* de TOMLIN (*Proc. mal. soc.*, 1936-1937, pp. 205-330).

Dans cette énumération des espèces je n'ai pas adopté un schéma invariable. Je donne généralement l'indication bibliographique complète de l'auteur de l'espèce; les Types que nous possédons ou les échantillons figurés de HWASS in BRUGUIÈRE, de LAMARCK, de SOLLIER, de KIENER, de DE LESSERT et de CHENU; et même dans un certain nombre de cas, de REEVE, de TRYON et de MARTINI et CHEMNITZ (2e édit.); en outre, le nombre et parfois la dimension des exemplaires des collections LAMARCK, CASTELLIN et TEISSIER. Par contre, je ne donne pas, lorsqu'elle ne présente pas d'intérêt particulier, l'énumération, qui serait souvent fort longue, des exemplaires de la collection DE LESSERT ou SOLLIER. Il est entendu que HW. in BRUG. désigne l'*Encyclopédie méthodique*, que LK. désigne l'*Histoire des Animaux sans vertèbres* [3], vol. 7, 1re édit. 1819,

---

[1] Voir dates de parution des *Illustrations conchyliologiques* de CHENU, Proc. mal. soc., 1911, vol. 9, p. 264.

[2] Voir aussi: CHENU, *Leçons élémentaires d'Histoire naturelle*, Paris, 1847; très nombreuses figures en noir et 11 pl. de coquilles en couleur; nous possédons une partie des exemplaires originaux.

[3] Les dimensions données par BRUGUIÈRE et LAMARCK, en pouces et lignes, ont été transformées en millimètres, en admettant que le pouce représente

avec annotations manuscrites de Lamarck ou de sa fille, et que Kiener désigne le volume (édition 4°) des Cônes du *Species général et Iconographie des coquilles vivantes* [1].

LISTE DES ESPÈCES

1. **C. abbas** Hw. in Brug., p. 750, pl. 345, fig. 3, de 54×27 mm. Type non retrouvé à Genève. — Lk., p. 523, en possédait 4 ex. dont un de 60 mm. Sa collection à Genève renferme les 4 ex. dont un de 60,5×22,5 mm., c'est l'ex. figuré par Kiener, p. 338, pl. 86, fig. 1; les autres ont respectivement 42×20; 37×17; 41,5×18 mm. — La coll. Sollier en renferme 2 ex.

2. **achatinus** Hw. in Brug., p. 671, pl. 330, *var. A*, fig. 6, de 67,5×40,5 mm.; *var. B*, non figuré, de 67,5×33,75 mm.; *var. C*, pl. 331, fig. 9, de 58×29,25 mm. La coll. Hwass renferme un ex., *var. A*, de 68,5×39 mm., c'est probablement le Type figuré pl. 330, fig. 6, quoique les détails d'ornementation ne coïncident pas exactement; puis, un ex. *var. B*, qui n'est pas figuré, mais qui possède presque exactement les dimensions données par Brug. (66×33 mm.), c'est aussi l'ex. figuré par Kiener, p. 188, pl. 40, fig. 1. — La coll. Sollier renferme, entre autres, un ex. de 60×29,5 mm., *var. C*, figuré in Kiener, pl. 40, fig. 1*b*. — La coll. de Lessert renferme l'ex. figuré dans Kiener, pl. 40, fig. 1*a*. — Lk., p. 480, possédait 4 ex. de sa *var. a*, dont un de 63 mm. Sa coll. en renferme un de 61×32 et un de 30×17 mm., ils ne sont pas figurés par Kiener dont l'indication, p. 188, « Coll. Lk. » est donc inexacte. — Dans la coll. Teissier se trouvent 3 ex. de 27×16; 24×13 et 30×17 mm. — D'après Tomlin, p. 207, cette espèce n'est pas séparable de *C. monachus* L.

---

27 mm. et la ligne 2,25 mm. Les hauteurs ou longueurs des spécimens sont facilement mesurables; il n'en est pas de même pour les largeurs qui varient, pour peu que l'on ne reprenne pas toujours la mesure exactement au même endroit.

[1] Il existe également une édition grand in-octavo de cet ouvrage, j'ignore si tous les fascicules en ont paru; nous n'en possédons qu'une partie seulement.

3. acuminatus Hw. in Brug., p. 688, pl. 336, *var. A*, fig. 3; *var. B*, fig. 4. Les figures de Hwass sont trop mauvaises pour pouvoir être identifiées avec des ex. de la coll. Sollier. Un des ex. de cette coll., de 42,5 × 22,5 mm., est figuré par Kiener, p. 137, pl. 39, fig. 1*a*. — Lk., p. 488, possédait 5 ex., dont un de 40 mm. Sa coll. en renferme 3, respectivement de 39 × 21; 45 × 19 et 33 × 18 mm. L'indication de Kiener: « Coll. Lk. » est donc inexacte, du moins pour deux de ses figures. — La coll. Teissier en renferme 4 ex.

4. acutangulus Chemn. *in Mart. et Chemn.*, vol. 11, pl. 182, fig. 1772-1773. — Lk., p. 498, n'en possédait pas. Kiener, p. 155, pl. 72, fig. 1, en représente un ex. du Musée de Paris. Dans sa pl. 333, fig. 4, on peut se demander si Hw. in Brug. n'a pas voulu représenter (sous le nom de *verrucosus* Hw.) une coquille de cette espèce. Taylor, vol. 6, pp. 76, 78, admet la synonymie des deux noms. Les auteurs sont d'avis divers sur la paternité du nom d'*acutangulus*, il est attribué à Chemnitz, à Hwass et à Lamarck. Tomlin, *Proc. mal. soc.*, vol. 22, p. 207, adopte Lamarck.

5. adamsonii Brod. Voir *rhododendron* Couth. (p. 204, n° 157).

6. adansonii Lk. *Ann. Mus. Paris*, 1810, n° 135; Lk., *An. s. vert.*, p. 502, possédait 2 ex. dont un de 30 mm. Sa coll. en renferme un de 29,5 × 15 mm.; c'est certainement son Type. Mais cette coquille, figurée par Kiener, p. 245, pl. 61, fig. 4, est assez différente, par la forme de sa spire, de celle de Hw. in Brug., pl. 343, fig. 7, à laquelle renvoie Lamarck. Ce dernier admet que son espèce représente celle qu'Adanson, *Moll. du Sénégal*, pl. 6, fig. 6, a nommée le « Chotin » [1], et que c'est encore la même esp. que Hw. in Brug., p. 701, pl. 343, fig. 7, considère comme *jamaicensis var. B*. — Tomlin, 1936 p. 208, fait remarquer que Kiener a fait une confusion regrettable entre les noms et les figures de *adansonii* Lk. et *adamsonii* Brod.

7. amabilis Lk., p. 503 (= *pertusus* Hw. in Brug.) possédait 3 ex. dont un de 45 mm. Sa coll. les renferme; ils mesurent respect. 43 × 21 mm., c'est le Type probable; puis 2 ex. de 31 × 16 et 29 × 16 mm., ce dernier est figuré dans de Lessert, *Rec. de coq.*

[1] C'est aussi l'avis de E. Fischer-Piette dans: *Les mollusques d'Adanson Journ. d. Conch.*, vol. 85, 1942, p. 197. Le Chotin (*Conus mediterraneus* (Hw.) Brug. *var. adansoni* Lk.), pl. 4, fig. 12.

pl. 40, fig. 13, et dans CHENU, *Illustr.*, pl. 4, fig. 13. — Les ex. de KIENER, p. 84, pl. 35, fig. 1-1*a*, proviennent du Mus. de Paris.

8. amadis Chemn., *Conch. Cab.*, vol. 10, pl. 142, fig. 1322, 1323; Hw. in BRUG., p. 689, pl. 336, *var. A*, fig. 4, de 85×46 mm.; *var. B*, fig. 1, de 72×40 mm. La collection Hwass renferme un ex. de 85,5×46 mm. qui ne porte plus visiblement le « S » de SOLLIER, mais, par contre, des chiffres très anciens et illisibles; ses dimensions correspondent exactement à celles de la *var. A*, la figure en est mauvaise, mais c'est probablement l'ex. figuré; un autre ex. de 74×38 mm. est probablement celui de Hw. in BRUG., *var. B.* — LK., p. 489, possédait 3 ex. dont un de 81 mm. Sa coll. en renferme 2 de 70×32,5 et 65×31 mm. — La coll. Sollier contient un ex. de 80×40,5 mm., figuré dans KIENER, p. 120, pl. 84, fig. 2, et dans CHENU, *Manuel*, fig. 1542.

9. ammiralis L. in Gmel., p. 3378, nº 10; Hw. in BRUG.[1], p. 658, pl. 328, *var. A*, fig. 1. C'est la *var. a* de LK., p. 473, il en possédait un ex. de 53 mm. et sa coll. en renferme un de 53×27 mm.

Hw. in BRUG., *var. E*, pl. 328, fig. 8. C'est la *var. b* de LK., p. 474, dont il possédait un ex., celui de sa coll. mesure 43,5×25,5 mm. La coll. Sollier en renferme un ex. de 57×30 mm. figuré dans KIENER, p. 134, pl. 21, fig. 1.

Hw. in BRUG., *var. G*, pl. 328, fig. 3. C'est la *var. c* de LK., qui n'en possédait pas. La coll. de Lessert, ou peut-être Hwass ?, renferme un ex. de 48×22 mm. qui semble être celui de l'*Encyclopédie*; il est figuré également dans KIENER, pl. 21, fig. 1*d*, et dans TRYON, vol. 6, pl. 8, fig. 46.

Hw. in BRUG., *var. F*, p. 328, fig. 4, de 42×20 mm. C'est la *var. d* de LK., il en possédait un ex. dont il ne donne pas les dimensions. La coll. Sollier en renferme un ex. de 42×20 mm. C'est peut-être celui de HWASS, car les dimensions concordent.

Hw. in BRUG., pl. 328, fig. 5. C'est la *var. e* de LK. dont il possédait un ex. de 65 mm.; il se retrouve dans sa collection (taille de 65×31,5 mm.).

Hw. in BRUG., *var. H*, pl. 328, fig. 7, de 38×20,5 mm. C'est

[1] Lorsque les auteurs ont décrit de nombreuses variétés, j'ai repris pour chacune d'elles séparément l'énumération des exemplaires figurés. C'est le cas pour *C. ammiralis*, *cedo-nulli*, *textile*, etc.

la *var. g* de Lk. La coll. Hwass renferme un ex. qui a exactement ces dimensions, mais la figuration concorde mal avec la coquille.

Hw. in Brug., *var. B*, pl. 328, fig. 8. C'est la *var. h* de Lk., il en possédait un ex. mais n'en mentionne pas la taille. Sa collection en contient un de 51×25,5 mm.

Lk. dit en note, posséder un ex. appartenant à une *var.* inédite. Il s'agit probablement de l'ex. de 54×22 mm. figuré dans Chenu, *Leçons élémentaires*, pl. 12, fig. 4-4*a*, et que Kiener, p. 135, pl. 21, fig. 1*c*, dit être le *C. blainvillei* Vignart (*ammiralis var.*).

10. anemone Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, vol. 15, p. 272; Lk. *An. s. vert.*, p. 479, possédait un ex. *var. b*, de 46 mm. et un *var. c*, de 39 mm. Sa coll. renferme ces deux coquilles, la *var. b* de 45×21 mm. est figurée par Kiener, p. 235, pl. 46, fig. 3, et la *var. c*, de 38×21,5 mm., figurée par Kiener, pl. 46, fig. 3*a*. Ce sont les Types de Lk. [1].

11. araneosus Hw. in Brug. (*arachnoideus* Gmel.), p. 612, pl. 318, *var. A*, fig. 8, de 94,5×54 mm., *var. B*, fig. 7. La coll. Hwass renferme le Type figuré probable, de 93,5×55 mm., il est représenté également dans Chenu, *Illus.*, pl. 1, fig. 12-12*a*. — Lk., p. 444, en possédait 2 ex. dont un de 55 mm. Sa coll. en renferme un de 66×59 mm. Ce n'est donc ni l'ex. de Lk. ni celui de Kiener, p. 10, pl. 6, fig. 1 (de 76 mm.). Par contre, la coll. de Lessert contient un ex. de 76×45 mm. qui est probablement l'ex. figuré par Kiener. Il peut donc y avoir eu, ou erreur d'étiquetage, ou erreur de la part de Kiener.

12. archiepiscopus Hw. in Brug., p. 747, pl. 346, *var. A*, fig. 7; *var. B*, fig. 1, pl. 345, fig. 5 (*archiepiscopus* Brug. *var. c* in Lk. = *canonicus var. A* Brug.) — Lk., p. 521, en possédait 2 ex. dont un de 54 mm. Sa coll. en renferme 2 ex.: le premier de 51×23 mm., c'est l'ex. figuré, mais agrandi, par Kiener, p. 336, pl. 96, fig. 1*a*; le second de 39,5×20,5 mm. La coll. Hwass renferme un ex. de 68×35,5 mm. qui est le Type *var. B* de Hw. in Brug., pl. 346, fig. 1, il était déterminé comme *panniculus* Lk. C'est cette même coquille que représente Kiener, pl. 87, fig. 1, sous ce même nom. Un ex. de la coll. Sollier, de 67,5×36 mm., me paraît être le Type de

[1] Hedley, *Proc. Linn. Soc. New. south Wales*, vol. 38, p. 307, donne une liste des noms qu'il considère comme synonymes du *C. anemone* Lk.

HWASS, pl. 345, fig. 5. — Un ex. de la coll. de Lessert, de 70×33 mm., est figuré par KIENER, pl. 96, fig. 1.

13. arenatus Hw. in Brug., p. 621, pl. 320, fig. 3, 4, 6, 7. La coll. Hwass renferme le Type, de 35×19 mm., figuré comme *var. C*, pl. 320, fig. 4. — LK., p. 452, en possédait 7 ex. dont un de 54 mm. Sa coll. en renferme 4, respect. de 54,5×31; 48,75×31; 34,5×20 et 49×28 mm. KIENER donne p. 38, pl. 10, les fig. 1, 1*a*, 1*b*, qui proviendraient de la collection Lk. Or, nous possédons dans la coll. Sollier l'ex. probablement figuré pl. 10, fig. 1*a*, il mesure 50,5×29 mm.; puis un ex. de 31×18 mm., figuré pl. 10, fig. 1*b*; enfin, dans la coll. de Lessert, l'ex. de KIENER, pl. 10, fig. 1, qui mesure 56×32 mm. Donc, à moins d'erreur d'étiquetage incontrôlable, aucun de ces ex. ne provient de la coll. Lk.

14. asper Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, vol. 15, p. 39; LK., p. 461, n'en possédait pas (= *costatus* Ch. = *sulcatus* Hw. in Brug.). Voir ce dernier nom. (p. 207, nº 169).

15. augur Hw. in Brug., p. 685, pl. 333, fig. 6, de 60×35 mm. Le Type n'a pas été retrouvé. — LK., p. 487, en possédait 2 ex. dont un de 60 mm. Sa coll. en renferme un de 60×34 mm. (de la taille de l'échantillon de Hw.) figuré dans CHENU, *Manuel*, fig. 1517; puis un autre ex. de 46×25 mm. — L'indication de KIENER, p. 116, pl. 18, fig. 3: « coll. Lk. » est donc inexacte.

16. aulicus L., *Syst. Nat.*, 2, p. 1171, nº 320; Hw. in BRUG., p. 738, pl. 343, *var. A*, fig. 4; *var. b* in LK. (*auratus var. A*, in BRUG.), pl. 343, fig. 3; *var. B*, in BRUG., pl. 343, fig. 2 (*episcopus* Hw., *var. c*, in LK.). La collection Hwass contient l'ex. figuré *var. b* de LK. de 105,5×47 mm. C'est le Type de l'*auratus* de Hw. (voir sous ce nom). — LK., p. 515, possédait 2 ex. de sa *var. a*, dont un de 117 mm.; un de sa *var. c* et un de sa *var. d*. Sa collection en renferme un de 75×29 mm. (douteux pour la coll. Lk.), un de 97×39 mm. (avec inscription LK.), enfin un de 79×30,5 mm. Cet ex., fortement corrodé [1] a presque perdu son ornementation, il porte une inscription de LK. Nous ne possédons pas l'ex. figuré par

[1] Corrosion bactériologique ou chimique (?) qui a attaqué de nombreuses coquilles, tant à Genève qu'à l'étranger, et contre laquelle il est difficile de lutter. (Voir LAMY, *Bull. Mus. Paris*, 1909, p. 261, et *Journ. de Conchyl.*, 1933, pp. 481-482.)

Kiener, p. 318, pl. 53, fig. 1, qui proviendrait de la collection Lk. ? — La coll. Teissier contient un ex. de 83 ×29 mm. qui était déterminé comme *aulicus*. Dautzenberg, qui l'examina, le considère comme un *auratus* Hw.

17. aurantius Hw. in Brug., p. 606, pl. 317, fig. 7, dimensions données dans la description: 67 ×31,5 mm., dans la fig.: 49,5 ×25 mm. — La coll. Hwass renferme le Type, il mesure 49,5 ×24 mm. — Lk., p. 449, en possédait 6 ex. dont un de 58 mm. Sa coll. les renferme, respect. de 61,5 ×28,5; 53,5 ×24,5; 41,5 ×19; 33 ×23; 27 ×14,5 et 23 ×11,5 mm. Aucun de ces ex. n'est figuré dans Kiener, p. 19, pl. 15, fig. 2 et 2*a*, malgré son indication « Coll. Lk. et de Lessert ».

18. auratus Hw. in Brug., p. 740, pl. 343, *var. A*, fig. 3 (= *aulicus var. b* Lk.) de 105,5 ×47 mm. La coll. Hw. renferme ce Type, en outre Hw. in Brug. a figuré, pl. 343, fig. 1, sa *var. B*, de 74 ×27 mm.; elle se trouve également dans la coll. Hwass en un ex. de 80 ×31 mm. La différence des deux dimensions s'explique en constatant que, pour le dernier tour, les détails d'ornementation correspondent parfaitement entre la figure et son original; par contre, les spires sont très dissemblables; l'ex. a une spire anormale (cas tératologique), comme rentrée dans le dernier tour, tandis que la figure la représente comme normale, restaurée. La dimension de la fig. est sensiblement plus forte (91,5 mm.) que ne l'indique le texte. — Lk., p. 516, en possédait 3 ex. dont un de 54,75 mm. Sa coll. en renferme un ex. de 66 ×24 mm. (avec inscription Lk. sur la coquille), c'est l'ex. figuré par Kiener, p. 320, pl. 86, fig. 2; en outre, 2 autres ex. de 37 ×15 et 39 ×16 mm. (avec étiquette Lk.).

19. aureus Hw. in Brug., p. 742, pl. 346, fig. 4, de 60 ×22,5 mm. (= *auricomus* Lk., non Hw. [1]). Le type certain n'a pas été retrouvé; cependant la Coll. Sollier renferme un exemplaire de 61 ×22 mm., malheureusement les détails d'ornementation ne concordent pas exactement. Un autre ex. de cette coll., de 56,5 ×22 mm., est figuré par Kiener, p. 322, pl. 82, fig. 2. — Lk., p. 518, en possédait un ex. de 69 mm. Sa coll. en contient un de 67,5 ×27,5 mm., c'est probablement son Type de *C. auricomus* Lk.

[1] Pour le *C. auricomus* Hw., voir *C. clavus* L.

20. aurisiacus L. in Gmel., p. 3392, nº 56. Hw. in Brug., p. 720, pl. 339, fig. 4, de 59 ×31 mm. La coll. Hwass renferme l'exemplaire probablement figuré, il a 62 ×31 mm., c'est également l'ex. représenté dans Kiener, p. 176, pl. 49, fig. 2*a*. — Lk., p. 505, possédait un ex. de 58 mm. Sa coll. en renferme un de 55 ×29 mm. qui est figuré dans de Lessert, *Recueil de Coq.*, pl. 40, fig. 12 *a-b*; Chenu, *Manuel*, fig. 1487; Chenu, *Illustr.*, pl. 4, fig. 12 *a-b*, et Kiener, pl. 49, fig. 2.

21. aurora Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, nº 131, et Lk., *An. s. vert.*, p. 501, nº 131 (= *rosaceus* Ch.) renvoie pour un exemplaire de 54 mm. à la coll. du Muséum de Paris, ainsi que Kiener, p. 244, pl. 45, fig. 1. Le Musée de Genève n'en possède qu'un seul ex. de 47 ×23 mm., du Cap de Bonne-Espérance (achat Sowerby).

22. australis Chem. *Conch.*, pl 183, fig. 1774-75. — Lk., p. 526, n'en possédait pas. La coll. Sollier en renferme un ex. et celle de de Lessert 7 ex. Celui qui est figuré dans Kiener, p. 295, pl. 41, fig. 2, provient du Muséum de Paris.

23. bandanus Hw. in Brug., p. 611, pl. 318, fig. 5, de 76,5 ×45 mm. La coll. Hwass renferme le Type figuré, il en a les mêmes dimensions. — Lk., p. 443, en possédait 2 ex. dont un de 94,5 mm. Sa collection renferme 3 spécimens de 70 mm.; 78,5 ×46 mm. et enfin un de 91,5 ×54,5 mm. qui me paraît incertain pour la coll. Lamarck. C'est celui qui est figuré dans Chenu, *Illustr.*, pl. 1, fig. 5. Nous ne possédons pas l'ex. représenté par Kiener, p. 6, pl. 4, fig. 1.

24. barbadensis Hw. in Brug., p. 632, pl. 322, fig. 8; de 29 ×18 mm. La coll. Hwass renferme un ex. qui correspond pour la taille (29 ×19,5 mm.) à la description, mais non pas à la figure qui n'a que 26 ×16 mm. — Lk., p. 457, possédait 2 ex. dont un de 31,5 mm. Sa collection en renferme un de même taille. — Kiener, p. 43, pl. 13, fig. 2, représente un ex., soi-disant de la coll. Lamarck, qui ressemble beaucoup au *C. miliaris* Hw., *var. b* Lk. Il mesure 42,5 ×26,5 mm. — Tryon, vol. 6, p. 22, pense que le *C. barbadensis* est synonyme du *C. miliaris* Hw., *var. abbreviatus* Nutall. — La coll. Teissier renferme un ex. de 36 ×25 mm. et la coll. Sollier un de 32 ×22 mm.

25. betulinus L. in Gmel., p. 3383, nº 20; Hw. in Brug., p. 677, *var. A-F*, pl. 333, fig. 1, 2, 5, 8; pl. 334, fig. 8; pl. 335, fig. 8. Nous possédons un ex. de 123 ×78 mm. (non marqué « S ») qui a les dimensions de la fig. 8 (pl. 333) mais qui n'en possède pas exactement les détails d'ornementation. — Lk., p. 483, possédait 3 ex. de sa *var. a* dont un de 123 mm. et un de sa *var. f*. Sa coll. en renferme 2 de sa *var. a*: un de 121 ×84 mm. et un de 89 ×56 mm. Ce dernier est probablement l'ex. figuré par Kiener, p. 74, pl. 38, fig. 1*a*; et un ex. de la *var. f*, de 93 ×64 mm.

26. bullatus L. in Gmel., p. 3395; Hw. in Brug., p. 730, pl. 339, fig. 5-6, de 54 ×29 mm. La coll. Hwass contient un ex. de 57,5 ×28 mm., donc un peu plus grand que la figure qui a 56 mm. L'ornementation est plus précise dans la figure que sur la coquille, c'est un ex. figuré incertain. — Lk., p. 510, possédait un ex. de 56 mm., *var. a*. Sa coll. en renferme un de 54,5 ×28,5 mm. accompagné d'une étiquette de Lk. — Kiener représente, p. 349, pl. 58, fig. 2, un ex. de 67 ×34 mm., soi-disant de la coll. Lk. — La coll. de Lessert en contient un ex. de cette dimension, mais son ornementation ne correspond qu'imparfaitement.

27. caledonicus Hw. in Brug., p. 634, pl. 321, fig. 10, de 56,25 ×31 mm. La coll. Hwass renferme un ex. de 55,5 ×31 mm. C'est le Type figuré. D'après Brug., cet ex. rarissime provient d'un des voyages du capitaine Cook en Nouvelle-Calédonie; il fut vendu à Hwass par la duchesse de Portland. C'est en outre l'ex. figuré par Kiener, p. 34, pl. 79, fig. 3; Reeve, fig. 181; Sowerby, *Thesaur.*, pl. 17, fig. 413, et Tryon, vol. 6, pl. 25, fig. 22. — Lk., p. 459, n'en possédait pas.

28. cancellatus Hw. in Brug., p. 712, pl. 338, fig. 1, de 40,5 ×20 mm. (= *pagodus* Chenu). La coll. Hwass renferme le Type figuré qui mesure 39,5 ×19 mm. Il est représenté également dans Kiener, p. 151, pl. 76, fig. 4; Chenu, *Manuel*, fig. 1475; Wood's, *Index Test.*, pl. 15, fig. 83. — Lk., p. 500, n'en possédait pas. — La coll. de Lessert en renferme un ex. de 40 ×20 mm. sous le nom de *pagodus* Chenu. Cet échantillon, décrit par Kiener, p. 310, pl. 70, fig. 4, a été figuré premièrement par Chenu, *Leçons élémentaires*, pl. 12, fig. 2-2*a* (sans description). Il est reproduit également dans Chenu, *Manuel*, fig. 1474 et 1475; Reeve, fig. 171 *a-b*, et

Sowerby, *Thesaur.*, pl. 202, fig. 372. — Brug., p. 712, pense qu'il s'agit de la même espèce que le fossile décrit comme *C. deperditus* Brug., p. 691, de la région de Courtagnon et Grignon.

29. canonicus Hw. in Brug., p. 749, pl. 345, *var. A*, fig. 5 (= *archiepiscopus var. c* Lk.); *var. B*, pl. 345, fig. 1, de 54 ×25 mm. Dans la coll. Sollier se trouve un ex. de 53,5 ×27,5 mm. très voisin par sa forme de la *var. B* de Hw.; en outre, 2 ex. de 33 ×14 et 33 ×13 mm. déterminés comme *C. legatus* Lk. et *C. musivus* Brod. sont probablement de jeunes *C. canonicus* (voir Tryon, vol. 6, p. 90, pl. 30, fig. 5). — Lk., p. 522, n'en possédait pas et Kiener [1], p. 335, pl. 95, fig. 1, représente un très bel ex. du Muséum de Paris.

30. capitaneus L. in Gmel., p. 3376. — Hw. in Brug., p. 652, pl. 327, fig. 1 et 2, de 67,5 ×42 mm. La coll. Hwass renferme un ex. de 66,5 ×44 mm.; c'est probablement l'ex. figuré, *var. A*, pl. 327, fig. 2, mais les détails d'ornementation en sont mal rendus, en outre, la spire est trop prononcée, l'apex manque sur l'ex. (ce qui avait été déjà relevé par Brug.). Il a été complété et sa restauration le représente trop allongé. — Lk., p. 469, possédait 5 ex. dont un de 55 mm.; sa coll. en renferme 3: de 64 ×38,5; 43 ×27 et 39,5 ×27,5 mm. L'ex. figuré par Kiener, p. 85, pl. 20, fig. 1 (de la coll. Lk. ?) n'a pas été retrouvé. — La coll. Teissier renferme un ex. de 51,5 ×29 mm.

31. cardinalis Hw. in Brug., p. 632, pl. 322, fig. 6, de 27 ×15 mm. Dans la coll. Hwass un ex. de 27 ×16 mm., muni d'un signe indistinct, est probablement le Type; mais il est à remarquer que Lk., p. 458, dit posséder 2 ex. dont un de 27 mm. également; l'autre mesure 20,5 ×12 mm., il est dépourvu de la marque « Cll. Lam. ». L'ex. de Lk. ? figuré par Kiener, p. 37, pl. 14, fig. 3, n'a pas été retrouvé.

32. catus Hw. in Brug., p. 707, pl. 332, fig. 7, *var. A*, de 40,5 ×23 mm.,; *var. B*, fig. 3, *var. C*, fig. 4. La coll. Hwass renferme le Type figuré *var. A*, pl. 332, fig. 7, qui mesure 40,5 ×23 mm.; de la *var. B*, pl. 332, fig. 3, un ex. Type incertain qui mesure 40 ×25 mm., les détails d'ornementation ne correspondent pas

[1] L'ouvrage de Kiener (édition in-4°), grâce à une regrettable erreur d'imposition, se trouve avoir l'ordre de sa pagination complètement interverti entre les pages 321 et 340.

exactement, mais la description semble bien désigner cet échantillon. Enfin, un ex. de 34,5 ×22 mm. avec la marque « S » indistincte est probablement le Type de la *var. C*, pl. 332, fig. 4. C'est vraisemblablement aussi le spécimen représenté par Kiener, p. 185, pl. 43, fig. 1*d*. — Lk., p. 497, possédait 5 ex. dont un de 40,5 mm. Sa coll. en renferme 4: de 40 ×25; 37 ×16; 34 ×23; 39 ×26 mm. Aucun de ces ex. n'est figuré par Kiener, p. 185, malgré son indication (coll. Lk.).

33. cedo-nulli L., *Syst. Nat.*, p. 1176. Hw. in Brug., p. 602, *var. A-I* [1].

Var. A (cedo-nulli amiralis) Hw. in Brug., pl. 316, fig. 1, de 43 ×23,5 mm. Cet ex., que Brug. et Lk. disent si précieux, était celui de Mme de Bandeville; il passa dans la coll. Hwass puis dans celle de Lk. (p. 448). Nous devrions donc le posséder puisqu'il est figuré par de Lessert, *Rec. de Coq.*, pl. 40, fig. 1*a* et 1*b*. En réalité il nous manque; d'après des indices, il semble qu'il faisait encore partie de la coll. de Lessert au moment de son arrivée à Genève en 1869. De cette var., Lk., p. 449, possédait un second ex. de 50 ×26,5 mm. Sa coll. le contient; c'est celui qui est figuré par Favanne, *Conch.*, tome 2, p. 442, pl. 16, fig. D 5 (et non dans l'*Encycl.* comme l'indique Lk.), puis par de Lessert, pl. 40, fig. 2; Chenu, *Illustrat.*, pl. 4, fig. 2; Chenu, *Manuel*, fig. 1445.

Var. B (cedo-nulli mappa) Hw. in Brug., pl. 316, fig. 7, de 54 ×27 mm. Lk., p. 447, dit la posséder dans son cabinet, mais sans en donner la dimension. L'ex. que nous possédons mesure 45,25 ×27,5 mm., il porte un « S » caractéristique; ce n'est pourtant pas l'ex. figuré par Hwass, mais probablement celui de Lk. Il est figuré par de Lessert, pl. 40, fig. 6, et Chenu, *Illustr.*, pl. 4, fig. 6.

Var. C (cedo-nulli curassaviensis) Hw. in Brug., pl. 316, fig. 4, de 49 ×24 mm. Nous possédons un ex. de la coll. Hwass ou Sollier de 47 ×23,5 mm. Ce n'est pas celui figuré par Hwass, il a peut-être appartenu à Lk. ultérieurement. Il est figuré dans Chenu, *Manuel*, fig. 1453.

Var. D (cedo-nulli trinitarius) Hw. in Brug., pl. 316, fig. 2, de 40,5 ×21,5 mm. La coll. Hwass possède le Type figuré, il a

[1] Pour faciliter l'énumération des exemplaires de cette rare espèce, je cite séparément pour chaque variété les spécimens figurés que nous possédons.

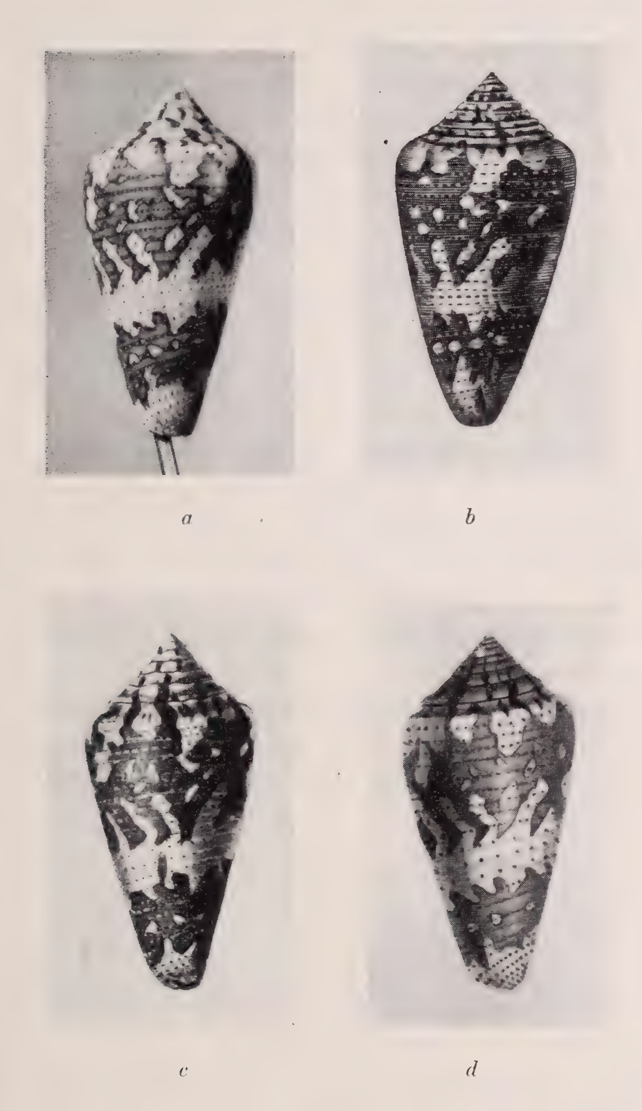


Fig. 3.

Conus cedonulli var. granadensis Hw. in Brug.

a) L'exemplaire de Hwass (Musée de Genève).
b) Le même exemplaire figuré dans l'*Encyclopédie méth.*, pl. 316, fig. 5.
c) » » » » » Chenu. *Manuel*, fig. 1454.
d) » » » » » Chenu. *Illustrations Conchyl.*, pl. 4, fig. 3 et de Lessert, *Recueil de Coquilles*, pl. 40, fig. 3.

40 ×21,5 mm. Il est représenté dans DE LESSERT, *Recueil*, pl. 40, fig. 8; CHENU, *Illustr.*, pl. 4, fig. 8; CHENU, *Manuel*, fig. 1451, et KIENER, p. 18, pl. 16, fig. 1*e*.

Var. E (cedo-nulli martinicanus) Hw. in BRUG., pl. 316, fig. 3, de 42 ×22,5 mm. La coll. Hwass renferme le Type figuré, il mesure 41,5 ×21,5 mm., il est représenté aussi par DE LESSERT, *Recueil*, pl. 40, fig. 9; CHENU, *Illustr.*, pl. 4, fig. 9; CHENU, *Manuel*, fig. 1455, et KIENER, pl. 16, fig. 1*d*.

Var. F (cedo-nulli dominicanus) Hw. in BRUG., pl. 316, fig. 8, de 47 ×25 mm. Nous en possédons un ex. qui n'est pas celui de HWASS, car il mesure 41 ×23 mm. Il n'est pas possible d'affirmer qu'il provient de la coll. Lk. et il n'est figuré nulle part à ma connaissance.

Var. G (cedo-nulli surinamensis) Hw. in BRUG., pl. 316, fig. 9, de 51 ×27 mm. La coll. Hwass contient un ex. de 49 ×25 mm. qui est incertain comme Type de la pl. 316, fig. 9; il est figuré dans DE LESSERT, pl. 40, fig. 4; CHENU, *Illustr.*, pl. 4, fig. 4, et CHENU, *Manuel*, fig. 1448. En outre, nous possédons un autre ex. de 35,75 ×20 mm. qui appartient probablement à la coll. Lk., il n'est pas figuré.

Var. H (cedo-nulli granadensis) [1] Hw. in BRUG., pl. 316, fig. 5, de 47 ×22 mm. La coll. Hwass renferme ce Type figuré, il mesure 46,5 ×23,25 mm. Il est représenté en outre dans DE LESSERT, pl. 40, fig. 3; CHENU, *Illustr.*, pl. 4, fig. 3, et CHENU, *Manuel*, fig. 1454.

Var. I (cedo-nulli caracanus) Hw. in BRUG., pl. 316, fig. 6, de 49,5 ×24,75 mm. Dans la coll. Hwass, le Type est légèrement plus petit, il ne mesure que 47 ×25,5 mm. Il est représenté dans DE LESSERT, *Recueil*, pl. 40, fig. 5; CHENU, *Illustr.*, pl. 4, fig. 5; CHENU, *Manuel*, fig. 1456; MARTINI-CHEMNITZ, 2e édition, pl. 2, fig. 5. La collection Sollier ou Hwass ? contient en outre un ex. de 52,25 ×28 mm. figuré dans DE LESSERT, *Recueil*, pl. 40, fig. 7; CHENU, *Illustr.*, pl. 4, fig. 7; CHENU, *Manuel*, fig. 1446 à 1447, et KIENER, p. 18, pl. 16, fig. 1*b*. C'est probablement cet échantillon que LK. indique sous « Mon cabinet ». La coll. Lk. ? renferme

[1] A titre d'exemple je donne, ramenée à une échelle unique, la figuration de BRUGUIÈRE *Encylop.*; de CHENU, *Ill.* et *Manuel*; de DE LESSERT, et enfin la photographie de notre exemplaire. A part quelques petites différences, on peut se persuader qu'il s'agit bien d'un seul et même spécimen (fig. 3, p. 173).

encore un ex. de 42,5 ×22 mm. presque entièrement blanc avec lignes articulées brunes; je n'en connais pas de figures; enfin, un dernier ex. de 40×28,5 mm. figuré par Chenu *Man.* fig. 1520-1521, est aussi incertain pour la coll. Lk.

Lamarck, p. 447 et 449, devait donc posséder 2 ex. de la *var. A*, il ne nous en reste plus qu'un; un ex. *var. B*, un *var. I*; puis, d'après son indication manuscrite, p. 449, « Sept autres individus variétés de *cedo-nulli* » qui ne peuvent être désignés qu'avec incertitude. Il est possible qu'un certain nombre des ex. de Hwass soient entrés en sa possession.

34. centurio Born *Mus. Cesar*, p. 133, 153, pl. 7, fig. 10. Hw. in Brug., p. 647, pl. 326, fig. 1, de 51,75 ×29,25 mm. La coll. Sollier renferme un ex. de 46,5 ×28 mm. peut-être figuré dans Kiener, p. 148, pl. 36, fig. 2, puis un ex. de 43 ×24 mm., probablement celui de Kiener, *idem.*, fig. 2*a*, enfin un ex. de 43 ×24 mm. — Lk., p. 466, possédait 2 ex. dont un de 36 mm. Sa coll. n'en renferme qu'un de 35 ×22 mm., non figuré par Kiener.

35. cervus Lk., *An. s. vert.*, p. 510, en décrit un seul ex. de 96 mm. Sa coll. renferme le Type, il est légèrement plus petit (94 ×43 mm.) que celui figuré par Kiener, p. 344, pl. 74 et 75, fig. 1, puis par Chenu, *Manuel*, fig. 1539. D'après une note manuscrite de Brot, il fut acheté pour le prix de 475 francs.

36. ceylanensis Hw. in Brug., p. 636, pl. 322, fig. 10; de 19 ×9 mm. Les coll. Hwass et Sollier n'en renferment pas. — Lk., p. 460, n'en possédait pas. — Kiener, p. 59, pl. 14, fig. 5, représente un ex. qui proviendrait soit du Muséum de Paris, soit de la coll. de Lessert. Dans cette dernière, les 4 spécimens que nous possédons, de 18,5 ×11,5 mm.; 16 ×10; 15 ×9,75 et 13 ×8,5 mm., aucun ne représente la coquille figurée par Kiener.

37. cinereus Hw. in Brug., p. 673, pl. 331, *var. A*, fig. 7, de 49 ×24 mm.; *var. B*, fig. 4, de 38,25 ×19 mm. La coll. Hwass renferme probablement les 2 Types figurés, celui de la *var. A* mesure 47,75 ×24 mm. et celui de la *var. B* 38,25 ×19 mm. — La coll. Sollier contient un ex. *var. B*, de 45 ×23 mm., figuré par Kiener, p. 233, pl. 46, fig. 1. — Lk., p. 480, possédait 2 ex. *var. a* et 2 *var. c*, dont un de 47 mm. Sa coll. en renferme 2 ex. *var. a* de 47,5 ×23 et 43 ×21,5 mm.; puis deux ex. *var. c* de 35 ×17 et

38 ×19,5 mm. L'indication de KIENER: « coll. Lk. » serait donc inexacte.

38. cingulatus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, p. 274. — LK., *An. s. vert.*, p. 482, avait fondé son espèce sur un type du Muséum de Paris, de 30 mm., il n'en possédait pas. — La coll. Sollier renferme un ex. de 44 ×21 mm. figuré par KIENER, p. 142, pl. 93, fig. 2; puis un autre de 29,25 ×14,5 mm. déterminé *cingulatus var. granosa.* Cependant il porte le nº 22 du *C. varius* de LK., p. 454; KIENER fait remarquer que REEVE, fig. 158, représente sous le nom de *cingulatus* une coquille bien différente; il en est de même pour SOWERBY, *Thes.*, fig. 385, et TRYON, pl. 24, fig. 3, 4. Ils la considèrent comme *var. undatus* Kiener, p. 210, pl. 94, fig. 15, que nous ne possédons pas à Genève, malgré l'indication « coll. de Lessert ». Sans connaître l'ex. du Muséum de Paris, il n'est guère possible de se prononcer.

39. classiarius Hw. in Brug., p. 705, pl. 335, fig. 7, de 27 ×16,5 mm. Nous en possédons un seul ex. très voisin de l'individu Type; il ne porte pas d'indication, sa taille est de 25 ×16 mm. Dans Hw. in BRUG. la figure est sensiblement plus grande que dans la description. — LK., p. 470, possédait deux ex. dont un de 25,25 mm. Il a la même taille que l'ex. cité plus haut. — KIENER, p. 87, pl. 63, fig. 3, représente un ex. que nous ne possédons pas, il est très voisin du *C. ceciliae* Chenu (non *cecilei* Kiener), *Leçons élém.*, pl. 9, fig. 5 et 5*a*, et CROSSE, J. Conch., 1858-59, vol. 7, p. 381, pl. 14, fig. 9, cet ex. se trouve dans la coll. de Lessert.

40. clavus L., in Gmel., p. 3390, = *auricomus* Hw. in Brug. (non Lk.), p. 742, pl. 346, fig. 3, de 56 ×20 mm. — LK., p. 517, possédait un ex. de 58 mm. Un spécimen de 56 ×21 mm., marqué Cll. Lk. (par erreur ?) se trouve être le Type de HWASS. C'est cet ex. qui est figuré par KIENER, p. 321, p. 87, fig. 2. Un des autres ex. de la coll. Sollier mesure 58,5 ×22 mm., il est difficile de dire si LK. a vraiment possédé le premier de ces ex. ou s'il y a eu erreur d'inscription de la part de VALENCIENNES. — LK. pense que BRUG. a fait erreur en donnant le nom d'*auricomus* à cette coquille.

41. coccineus Gmel., p. 3390 (voir *C. solanderi* Brod. et Sow.).

42. coerulescens Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, nº 130; LK., *An s. vert.*, p. 501, n'en possédait pas; il donne comme synonyme le

C. lividus Chemn., vol. 11, pl. 183, fig. 1776-77. — KIENER, dans sa table des matières, renvoie à *cinereus* Brug. mais ne cite pas ce nom dans son texte. La coll. de Lessert contient 3 individus de 46,5 puis 42 et 38 mm. déterminés *coerulescens* Lk. = *cinereus* Brug. *var.*

43. colubrinus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, p. 433; LK. [1], *An. s. vert.*, p. 517, renvoie pour son Type de 54 mm. à un ex. du Mus. de Paris. Nous ne possédons qu'un spécimen de cette espèce, il provient de l'Ile Maurice (ROBILLARD) et correspond du reste mal à la figure et à la diagnose de LK. et de KIENER, p. 331, pl. 82, fig. 3.

44. columba Hw. in Brug., p. 709, pl. 334, *var. A*, fig. 3, de 18 ×9 mm., *var. B*, non figuré. — LK., p. 499, possédait 3 ex. dont un de 21 mm. Sa coll. n'en renferme aucun. Par contre il désigne une *var. c* que Hw. in BRUG. ne décrit pas, mais figure (d'après LK.) dans sa pl. 331, fig. 3. Nous possédons dans la coll. Hw. cet ex., il mesure 37,5 ×21 mm., c'est probablement le même que l'ex. figuré par KIENER, p. 277, pl. 60, fig. 3, sous le nom de *C. parius* Reeve (fig. 235). D'après ce dernier auteur, son espèce est confondue avec le *columba var. c*, ce serait également un synonyme du *spectrum album* Chemn. (1re édit.), pl. 140, fig. 1304.

45. crocatus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, nº 136; LK., *An. s vert.*, p. 503, possédait 2 ex. dont un de 49 mm. Sa coll. ne renferme pas d'ex. marqué « Cll. Lam. ». Cependant KIENER, p. 162, pl. 52, fig. 3, représente comme provenant de la coll. Lk. un spécimen de 49,5 ×22 mm. que nous possédons; en réalité il ne mesure que 44 ×20 mm. Comme il ne faut admettre qu'avec circonspection l'indication de KIENER (coll. Lk.), je ne puis affirmer qu'il s'agit bien d'un des ex. de l'auteur de l'espèce.

46. cylindraceus Brod. et Sow., *Zool. Journ.*, 1830, p. 51, pl. suppl. 40, fig. 5. KIENER, p. 302, pl. 65, fig. 2, de 38 mm. (coll. de Lessert). La coll. Sollier en contient un ex. de 37 ×11 mm. provenant d'Australie; ce n'est pas celui qui est figuré par KIENER.

---

[1] Voir Remarque de LAMARCK, *An. s. vert.*, p. 526, et dans mon catalogue, nº 138 *(praelatus)*.

47. daucus Hw. in Brug., p. 651, pl. 327, *var. A*, fig. 3; *var. B*, fig. 4; *var. C*, fig. 9; aucun des ex. de la coll. Sollier (ou Hwass ?) ne correspondent avec les figures de l'*Encyclopédie* qui me semblent mauvaises. — Lk., p. 468, en possédait 4 ex. dont un de 38,25 mm. Sa coll. renferme 4 ex. accompagnés d'une étiquette de Lk.; ils mesurent 38,5 ×21; 27 ×17; 35 ×20 et 36,5 ×22,5 mm. Un seul ex. porte l'inscription caractéristique de la main de Valenciennes (Cll. Lam.). — Kiener, p. 98, pl. 26, fig. 1*a-b* (coll. Lk. ?). L'ex. de la fig. 1, de 48,5 ×29 mm., provient de la coll. Sollier; l'ex. de Lk. de 38,5 ×21 mm. est probablement celui de la fig. 1*a*; enfin l'ex. de Hw. in Brug., pl. 327, fig. 9, est vraisemblablement le même que celui de Kiener, pl. 26, fig. 1*b*. Il n'a pas été retrouvé. — La coll. Teissier contient 2 ex. de 30 ×17 et 32 ×20 mm. (Amérique).

48. delessertii Récluz., *Rev. et Mag. Zool.*, 1843, fasc. 12, pl. 72; Lk., *An. s. vert*, vol. 11, p. 145 (édit. Desh.). La coll. de Lessert renferme le type, il a 61,5 ×30 mm., c'est aussi celui qui est figuré par Kiener, p. 156, pl. 23, fig. 2; Reeve, pl. 39, fig. 213 *a-b*; Sowerby, *Thesaur.*, pl. 202, fig. 365 et Tryon, vol. 6, p. 33, pl. 9, fig. 67 (coloration très mauvaise). Ce spécimen (presque unique ?) provient de l'île de Socotora. Reeve croit se rappeler l'avoir vu dans la coll. Teissier avant qu'il ne parvienne dans celle de de Lessert, il dit en avoir vu un autre ex. dans la coll. Stainforth.

49. distans Hw. in Brug., p. 634, pl. 321, fig. 11; de 101 ×49,5 mm. La coll. Hwass renferme le Type figuré, il mesure 100 ×50 mm. — Lk., p. 459, en possédait 2 ex. dont un de 81 mm. Sa coll. en renferme un de 81 ×44 mm. — La coll. Sollier contient un ex. de 50 ×26 mm. (de la *var. B.* de Reeve, fig. 174). — Nous ne possédons pas l'ex. de Kiener, p. 28, pl. 3, fig. 1.

50. dux Hw. in Brug., p. 732, pl. 342, *var. A.*, fig. 4, de 72 ×27 mm.; *var. B.*, fig. 5, de 58 ×21,5 mm. Antérieurement, le nom de *circumcisus* lui avait été donné par Born, *Mus. Caes. Vindob. Test.*, 1780, p. 163; c'est donc par raison d'antériorité celui qui devrait être adopté. Brug. dit que la coll. Hwass renferme les deux ex. qui appartenaient à Valentyn, ils sont figurés par cet auteur dans *Abhandl. Rumpf. Amb. Rarit.*, 1773, pl. 2, fig. 11, et pl. 8, fig. 70. La coll. Hwass renferme en effet 2 spécimens: la *var. A* mesure 71 ×16,5 mm. C'est le Type figuré par Hwass, pl. 342, fig. 4,

en outre cette coquille correspond bien à celle de Valentyn où elle est reproduite comme vue dans un miroir, donc sénestre. Pour la *var. B*, la collection Hwass renferme le Type de 56,5 ×21 mm. qui est décrit et figuré, pl. 342, fig. 5, avec une taille supérieure de 2 mm. D'après Brug. ce serait aussi le Type figuré par Valentyn, pl. 8, fig. 70. Malheureusement cette figure, sénestre également, est si sombre qu'il est difficile de se prononcer catégoriquement. Dans sa description, Hw. dit: « marbré de brun renard et de blanc », ce qui est parfaitement exact. C'est également l'ex. figuré par Kiener, p. 292, pl. 62, fig. 1*b* (malgré son indication: « Coll. du Muséum »). — Lk., p. 512, n'en possédait pas. — La coll. Teissier en renferme un ex. *var. B*, de 50 ×19 mm.; la coll. de Lessert un de 46 ×18 mm. et un *var. A*, de 52,5 ×21,5 mm.

51. eburneus Hw. in Brug., p. 640, pl. 324, *var. A.*, fig. 1, de 49,5 ×31 mm.; *var. B*, fig. 2. Les ex. figurés sont plus petits que ne l'indique le texte. La coll. Sollier contient 5 spécimens dont aucun n'à l'apparence des deux ex. figurés; par contre, plusieurs ont les mêmes dimensions. — Lk., p. 463, possédait 4 ex. *var. A*, dont un de 38,25 mm. Sa coll. renferme 4 ex.: de 37 ×24; 44 ×27; 44,5 ×28,5; 49 ×29 mm. — Kiener, p. 67, pl. 17, fig. 2, représente un ex. qui proviendrait de la coll. Lk., nous ne le possédons pas.

52. episcopus Hw. in Brug., p. 748, pl. 345, *var. A*, fig. 2, de 59 ×33 mm.; *var. B*, fig. 6, de 42,75 ×20 mm. (in Lk., p. 522, *episcopus var. c* = *aulicus var. B.*, Hw. in Brug., pl. 343, fig. 2). La coll. Hwass renferme l'ex. type *var. A*, figuré pl. 345, fig. 2, il mesure 58 ×32 mm. — Lk., p. 522, possédait un ex. de sa *var. c* (*aulicus var. B* Brug) de 85 mm. Sa coll. contient l'ex., il porte sur la coquille le nom inscrit par Lk. et mesure 83 ×36 mm. C'est celui qui est figuré dans Kiener, p. 319, pl. 91, fig. 1*a*, son indication coll. de Lessert est partiellement fausse en tout cas; nous ne possédons pas les autres ex. figurés.

53. eques Hw. in Brug., p. 705, pl. 335, fig. 9, de 40,5 ×24 mm. La coll. n'en renferme aucun. L'espèce ne semble du reste avoir été revue par aucun auteur. — Lk., p. 496, n'en possédait pas et Kiener, p. 274, pl. 66, fig. 1, reproduit approximativemant la figure de Hwass. — Reeve, Mart. et Chemn. ne le mentionnent pas et Taylor, vol. 6, p. 63, pense que c'est un *C. catus* Hw. in Brug.

54. exiguus Lk., *Ann. Mus.*, *Paris*, 1810, n° 43; Lk., *An. s. vert.*, p. 461, possédait un ex. de 18 mm. Sa coll. en contient un de 18,5 ×9,75 mm. C'est une coquille blanche, avec de grandes taches brunes recouvrant la plus grande partie de la surface, elle porte environ 26 lignes spirales. Sa spire est couronnée, brune, acuminée, l'ouverture est liserée de brun. C'est probablement le Type de Lk.; il est figuré par Kiener, p. 62, pl. 11, fig. 1 (qui estime que c'est un *varius* L. juv.) et par Mart. et Chem., 2e édit., p. 359, pl. 66, fig. 9. Des deux figures reproduites par Kiener, seule celle de droite est exactement rendue.

55. figulinus L. in Gmel., p. 3384, n° 21; Hw. in Brug., p. 679, *var. A* (*a* de Lk.), pl. 332, fig. 1, de 74,5 ×47 mm.; *var. B* (*b* de Lk.), fig. 9, de 60,75 ×33 mm.,; *var. C* (*c* de Lk.), fig. 2, de 76,5 ×47,5 mm.; *var. D* (non figuré). La coll. Hwass renferme un spécimen *var. C*, de 71 ×46 mm., qui est probablement celui de la pl. 332, fig. 2. La représentation, si c'est bien l'original, en est assez défectueuse. Un ex. *var. B* (*b* de Lk.), est peut-être le type figuré à la pl. 332, fig. 9, il a 61 ×35 mm., les dimensions correspondent, mais moins bien les détails. — Lk., p. 484, possédait 5 ex. dont un de 92,75 mm. Sa coll. renferme 4 ex. de 90 ×58; 57,5 ×32; 74,5 ×50; 64 ×38,5 mm. Aucun n'est figuré par Kiener, p. 76, pl. 28, fig. 1*a-b*, malgré son indication « coll. Lk. », pas plus que ceux de la coll. de Lessert. — La coll. Teissier renferme un ex. de 68 ×43,5 mm.

56. flammeus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, p. 279; Lk., *An. s. vert.*, p. 490 (= *lorenzianus* Chemn. ap. Lk.); Dillw. ap. Tomlin, *Cat. Pr. Mal. Soc.*, vol. 22, p. 269. — Lk. possédait un spécimen de 20,25 mm., il renvoie pour la figuration à l'*Encycl.*, pl. 336, fig. 1. Sa coll. n'en renferme aucun. — La coll. Teissier contient un ex. de 38,5 ×19, et un de 28 ×14 mm. déterminés, avec doute, comme *flammeus* Lk. = *lorenzianus* Ch. Ils ne correspondent nullement avec le *flammeus* de Kiener, pl. 23, fig. 1, ni avec le *lorenzianus* de Kiener, p. 139, pl. 55, fig. 1. Par contre ils se rapprochent beaucoup de l'*undatus* de Kiener, p. 210, pl. 94, fig. 1. C'est un cône de forme turbinée, à spire extraconique, acuminée. — La coll. de Lessert contient un ex. figuré dans Kiener, p. 138, pl. 55, fig. 1, de 38 mm.

57. flavidus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, n° 57; Lk., *An. s. vert.*, p. 468, possédait 2 ex. dont un de 63 mm. Sa coll. en renferme un

de 63 ×36 mm. C'est le Type; puis un autre de 38 ×21,5 mm. Ce ne sont pas, malgré l'indication de Kiener, p. 96, pl. 26, fig. 4, « coll. Lk. », ses ex. figurés. Dans nos échantillons, on remarque un caractère qui n'avait pas été cité par Lk.: dans l'intérieur de l'ouverture, à une petite distance du bord, la lèvre montre une sorte de bourrelet qui en augmente sensiblement l'épaisseur. — La coll. de Lessert contient 8 ex. qui proviendraient tous d'Australie. Des individus d'une autre coll. donnent comme provenance Cosseir (Afrique).

58. franciscanus Hw. in Brug., p. 698, pl. 337, fig. 5, de 54 ×29,5 mm. (= *mediterraneus* Hw.). La coll. Hw. renferme le Type figuré, il mesure 55 ×30,5 mm. C'est également celui de Kiener, p. 192, pl. 52, fig. 2. Comme le faisait déjà remarquer Bruguière, il s'agit d'un *Conus mediterraneus* Hw. qui a subi une corrosion artificielle (acide) ou une usure naturelle. Il est facile de s'en assurer en traitant un ex. par de l'acide chlorhydrique. — Lk., p. 493, en possédait 16 ex., dont un de 48 mm. Sa coll. n'en renferme que deux, de 47 ×28 et 43 ×23 mm., accompagnés d'une étiquette Lk.

59. fulgurans Hw. in Brug., p. 687, pl. 337, fig. 3, de 47 ×27 mm. (= *fulmineus* Gmel., p. 3388, nº 33). Le type de Hwass n'a pas été retrouvé. — Lk., p. 448, n'en possédait aucun. — La fig. de Kiener, p. 159, pl. 101, fig. 4, est la copie de celle de Hw. in Brug. Dans son catalogue, Crosse *J. Conch.*, 1858) considère l'espèce comme douteuse.

60. fumigatus Hw. in Brug., p. 704, pl. 336, fig. 7, de 35 ×20 mm. (= *coffea* Gmel., p. 3388, nº 31). La coll. Hwass renferme le Type figuré, il mesure 35 ×21 mm. — Lk., p. 496, n'en possédait pas. — Kiener, p. 103, représente pl. 50, fig. 2-2*a* et pl. 79, fig. 2, trois ex. de la coll. de Lessert ?, nous ne les possédons pas.

61. fuscatus Born., *Mus. Caesar. Vind.*, p. 147 (non figuré): Hw. in Brug., p. 616, pl. 319, *var. A*, fig. 7 (*var. c* ap. Lk., *var. A* ap. Mart. et Chemn., 2e édit.), de 60,75 ×29,25 mm.; *var. B*, fig. 4, sans dimensions; *var. C*, fig. 7 (ap. Lk., *var. A* de Hwass), de 60,75 ×29,25 mm. La coll. Hwass renferme un ex. de 60,75 ×29 mm. C'est le Type *var. B*, pl. 319, fig. 4. Il est représenté également par

CHENU, *Illustr.*, pl. 1, fig. 14*c*. — LK., p. 446, possédait un ex. de 51,75 mm., il se retrouve dans sa coll. et mesure 50×29,5 mm. C'est probablement l'échantillon représenté par CHENU, *Illustr.*, pl. 1, fig. 14. La coll. de Lessert contient également les ex. figurés par CHENU, *Illustr.*, pl. 1, fig. 14*b*, de 52 mm., et 14*a*, de 49 mm. — KIENER, p. 13, pl. 7, fig. 2, reproduit un ex., soi-disant de la coll. Lamarck, c'est manifestement une erreur. — La coll. Teissier contient un ex. de 55 mm. et un de 31,5 mm. Cette espèce est généralement considérée comme une simple variété du *C. imperialis* L.

62. fusiformis Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, p. 15; LK., *An. s. vert.*, p. 501, possédait 2 ex., dont un de 48 mm. Sa coll. contient un ex. type de 48×21 mm. qui est figuré par KIENER, p. 194, pl. 76, fig. 3, plus un ex. de 45×21 mm. — CHENU, *Manuel*, donne une figure de l'espèce sous n° 1480. REEVE ne le mentionne pas: elle est inconnue de SOWERBY, et TRYON la considère comme une espèce douteuse.

63. fustigatus Hw. in Brug., p. 623, pl. 320, fig. 1, de 40×24,75 mm. LK., p. 453, en possédait 3 ex. dont un de 40,5 mm. Sa coll. en contient 3 ex. dont un de 40,5×26 mm. qui est peut-être son Type. Or, il se trouve que cet ex. marqué « Cll. Lam. », correspond exactement, non seulement aux dimensions données par HWASS, mais encore à la figure de l'*Encycl.*, pl. 320, fig. 1. Cette coquille ne porte pas visiblement le « S » de SOLLIER, de sorte qu'il est possible qu'elle ait passé de la coll. Hwass dans celle de Lamarck. — KIENER, p. 40, pl. 11, fig. 5, représente un ex. de la coll. Lamarck? Nous ne le possédons pas. L'espèce est très voisine, ou même une simple variété, du *C. pulicarius* Hw. in Brug. Elle ne s'en distingue guère que par la forme allongée, couleur cannelle, de ses macules.

64. gabrielii Chenu in KIENER, p. 315, pl. 74, fig. 4. Comme le dit ce dernier, ce Type fait partie de la coll. de Lessert et c'est celui qu'il figure. L'ex. mesure 40 mm., il n'est ni mentionné ni représenté par CHENU, *Illustr.*; *Man.*; et *Leç. élém.* — TRYON, vol. 6, p. 58, pl. 74, fig. 4, reproduit la même figure. C'est, de l'avis de KIENER, une forme de *C. cinereus* Hw. in Brug.

65. generalis L., *Syst. Nat.*, nº 293; Hw. in Brug., p. 642, pl. 325, *var. A*[1], fig. 4, de 65 ×33,75 mm.; *var. B.*, fig. 2, de 45 ×22,5 mm.; *var. C*, fig. 3, de 63 ×31,5 mm.; *var. d* (in Lk.), fig. 1, de 61 ×30 mm. (dans la fig.). La coll. Hwass contient l'ex. figuré *var. B.*, pl. 325, fig. 2, il mesure 53,5 ×25 mm. (dans la fig.); l'ex. figuré *var. A*, pl. 325, fig. 4, de 73,5 ×34,5 mm. (dans la fig.) est probablement l'ex. *var. C* figuré pl. 325, fig. 3, qui mesure 63 ×31 mm. et qui ne correspond du reste pas exactement; peut-être est-ce l'ex. de la coll. Lamarck ? — Lk., p. 464, possédait 5 ex. dont un de 54,5 mm. Sa coll. en contient 3 de 63 ×27; 54,5 ×24,5, et 57,5 ×27,5 mm. Malgré son indication « Coll. Lk. », aucun de ces ex. n'est représenté par Kiener, p. 122, pl. 30, fig. 1 et 1*a*, et pl. 31, fig. 2 et 2*a*, pas plus que dans les nombreux ex. des coll. de Lessert et Sollier.

66. genuanus L., in Gmel., p. 3381; Hw. in Brug., p. 663 pl. 329, *var. A.*, fig. 5, de 67 ×38 mm.; *var. B*, fig. 6, de 63 ×36 mm. La coll. Hwass renferme un ex. *var. A*, il a les mêmes dimensions et presque même figuration, cependant sa spire est représentée comme plus aiguë; puis un autre ex. de *var. B* est l'ex. figuré. Les détails sont facilement reconnaissables, sa dimension est de 60 ×36 mm. — Lk., p. 475, possédait 3 ex. dont un de 47 mm. Sa coll. en renferme 4, respectivement de 45,5 ×25,75; 34 ×20; 26 ×16; 32,5 ×18 mm. Nous ne possédons pas l'ex. que figure Kiener, p. 163, pl. 18, fig. 2, qui proviendrait de la coll. Lamarck ?

67. geographus L. in Gmel., p. 3396; Hw. in Brug., p. 626, pl. 322, fig. 12, de 92,5 ×42,75 mm. La coll. Hwass ne renferme pas l'ex. représenté. — Lk., p. 455, en possédait 2 ex. dont un de 120,5 mm. Sa coll. en renferme un de 95 ×42 mm. Malgré l'indication de Kiener, p. 345, « Coll. Lk. », nous ne possédons pas l'ex. figuré pl. 12, fig. 1.

68. glans Hw. in Brug., p. 735, pl. 342, *var. A*, fig. 7, de 38 ×15 mm.; *var. B*, fig. 9. La coll. Hwass renferme un ex. de 37,5 ×16 mm. C'est probablement le Type figuré. Il était indiqué comme appartenant à Lk. mais, sous cette inscription, apparaît

---

[1] La désignation des variétés par des lettres est la même pour Bruguière et Lamarck, mais ce dernier décrit une *var. d* en plus; on remarquera que les dimensions des figures ne correspondent pas nécessairement à celles du texte.

le « S » de Sollier. Un autre ex. de ce dernier, de 33,5 ×15 mm., est figuré par Kiener, p. 300, pl. 80, fig. 1*b* (la couleur en est mal rendue). — Lk., p. 514, possédait un ex. de 25 mm. Sa coll. en contient un de 26 ×12 mm., non figuré par Kiener. — Dans la coll. Teissier se trouve un individu de 45 ×20 mm.



Fig. 4.

Conus gloria maris Ch.
(Coll. Hwass au Musée de Genève).

69. glaucus L. in Gmel., p. 3382; Hw. in Brug., p. 668, pl. 329, fig. 3, de 47 ×29,25 mm. La coll. Sollier contient un ex. de 39,25 ×24 mm. — Lk., p. 478, possédait 2 ex. dont un de 45,5 mm. Dans sa coll. on trouve un ex. de 43,5 ×29 mm. — Kiener, p. 78, pl. 25, fig. 2, représente un ex. de la coll. Lamarck ? Nous ne le possédons pas.

70. gloria maris Chem., *Beschäft. berl. Gesell. Naturfr.*, III, 1777, p. 321, pl. 8, fig. A; Mart. et Chemn., *Conch. Cab.*, vol. 10, pl. 143, fig. 1324 à 1325; Hw. in Brug., p. 756, pl. 347, fig. 7, de 87,75 ×33,75 mm. — Lk., p. 526 (n'en possédait pas). — La coll. Hwass renferme l'exemplaire figuré (pl. 347, fig. 7, et fig. 4 du présent travail), il mesure 87,75 ×34 mm. Il est accompagné d'une vieille étiquette, probablement de la main de de Lessert, libellée comme suit: « *Conus gloria maris*, acheté 1400 frs par M. Solier et revendue avec sa collection à M. le prince Masséna »[1].

[1] Cette indication semble infirmer ce que j'ai dit, d'après Lamy, dans l'introduction, à savoir que la collection Sollier, avant d'entrer dans le cabinet Masséna, aurait appartenu au professeur Richard (voir p. 160).

Cet exemplaire[1] est également figurée dans DE LESSERT, *Recueil de Coq.*, pl. 40, fig. 16; CHENU, *Illustr.* pl. 4, fig. 16*a-b* (coloration inexacte); CHENU, *Man.*, fig. 1525, et KIENER, p. 326, pl. 76, fig. 1, et pl. 77, fig. 1.

71. granulatus L. in Gmel., p. 3391, nº 52; Hw. in BRUG., p. 718, pl. 339, fig. 9, de 51 ×22,5 mm. La coll. Sollier renferme 2 ex. L'un de 60,5 ×24,5 mm. et l'autre de 62,5 ×28 mm. Le premier de ces ex. est probablement figuré dans KIENER, p. 294, pl. 68, fig. 5 (soi-disant de la coll. Lamarck). — LK., p. 507, possédait 2 ex. dont un de 54 mm. Sa coll. en renferme un seul de 50,5 ×23,5 mm. qui porte des cicatrices de cassures. Cette dimension correspond presque exactement avec celle donnée pour son ex. par HWASS. Il se pourrait donc qu'il y ait une erreur de désignation pour la coll. Lamarck, ou que LAMARCK soit entré en possession de l'ex. de HWASS, ou bien encore qu'il s'agisse d'un autre ex. Dans sa figure, HWASS ne montre pas de cicatrices de cassures, par contre il les signale dans sa description. — La coll. Teissier renferme 2 ex. de 43 ×17 et 34 ×16,5 mm.

72. gubernator Hw. in Brug., p. 727, pl. 340, *var. A*, fig. 5, de 67 ×33,75 mm.; *var. B*, fig. 6, de 76 ×33,75 mm.; *var. C*, fig. 4, de 63 ×29,25 mm. La coll. Hwass renferme le Type figuré pl. 340, fig. 6 *(var. B)*, de 76,5 ×34 mm. — LK., p. 506, possédait un ex. de 85,5 mm., il se retrouve dans sa coll. et mesure 85,5 ×44,5 mm. — KIENER, p. 281, pl. 48, fig. 1 à 1*d*, et pl. 47, fig. 1*b*, représente des ex. de la coll. Lamarck ? Or nous avons vu que ce dernier n'en possédait qu'un. Aucun de ces individus ne se retrouve dans nos collections.

73. guinaicus Hw. in Brug., p. 697, pl. 337, *var. A*, fig. 4, de 47 ×24 mm.; *var. B* (non figuré, de même grandeur); *var. C* de BRUG. (*b* de LK.), fig. 6, d'environ 50 mm. La coll. Hwass renferme l'ex. figuré, *var. C*, de BRUG., pl. 337, fig. 6, il mesure 43 ×23,5 mm. — LK., p. 493, possédait 2 ex. de la *var. a*, dont un de 49 mm. et 3 de sa *var. b*. Sa coll. en renferme 3 ex. (avec une étiquette LK.) de 43 ×23; 36 ×19 et 49 ×27 mm. Les deux derniers sont désignés

---

[1] Le plus récent des nombreux travaux parus sur l'histoire de cette espèce, est celui de BRUUN, *On the Type specimen of Conus gloria maris. Vidensk. medelels.*, Copenhague, 1944-45, vol. 108, p. 95, avec planche. Voir aussi BENTHAM JUTTING, *Basteria*, vol. 3, p. 11, 1938.

comme *var. b.* — La coll. de Lessert renferme un ex. de 48 ×29 mm. figuré par KIENER, p. 183, pl. 52, fig. 1. — La coll. Teissier contient 2 ex. de 43 ×25 et 41 ×23,5 mm., ils étaient faussement désignés comme *luzonicus* Hw.

74. hebraeus L. in Gmel., p. 3384; Hw. in BRUG., p. 619, pl. 321, *var. A.*, fig. 9, de 47 ×20 et 29 ×21 mm.; *var. B*, fig. 2; *var. C* et *D* (sans fig. ni mensur.), *var. E* (*vermiculatus* in LK.), fig. 1 et 8; *var. F* (probabl. *vermiculatus var. b* in LK.), fig. 7. — La coll. Hwass renferme un ex. figuré de 34 ×20 mm., *Encycl.*, pl. 321, fig. 2 et KIENER, p. 45, pl. 8, fig. 3*a*; l'ex. de 32 ×21 mm., *var. E* (*vermiculatus* in LK.), pl. 321, fig. 1; l'ex. probabl. de 27 ×18,25 mm., *var. F* (*vermiculatus var. b* in LK.), pl. 321, fig. 7. — LK., p. 451, possédait 3 ex. dont un de 35 mm. Sa coll. en renferme un de 27,5 mm. — La coll. Teissier contient 4 ex., respect. de 50,5; 33,5; 18 et 15,5 mm. de long.

75. hyaena Hw. in Brug., p. 656, pl. 327, *var. A*, fig. 5, de 63 ×33 mm.; *var. B*, fig. 7, de 38 ×22,5 mm. La coll. Hwass contient un ex. de 61 ×33,5 mm. qui concorde avec la dimension de la fig. 5, *var. A*, l'ornementation semble n'être qu'approximativement reproduite, c'est probablement le Type, il est également figuré dans KIENER, p. 83, pl. 35, fig. 4 (qui proviendrait de la coll. de Lessert). — LK., p. 472, n'en possédait pas.

76. imperialis L. in Gmel., p. 3374; Hw. in BRUG., p. 614, pl. 319, *var. A*, fig. 1, de 90 ×54 ou 55,5 ×35 mm.; *var. B*, fig. 2 (sans dimensions); *var. C* (sans fig. ni mensur.). La coll. Hwass contient un ex. de 76 mm. qui correspond à la taille de l'ex. figuré pl. 319, fig. 1; puis un autre de 89,5 mm. qui correspond à peu près à la taille de 90 ×50 mm. également de la *var. A*. Les détails d'ornementation sont rendus très approximativement par les figures de HWASS. — LK., p. 445, possédait 2 ex., dont un de 74,25 mm. Sa coll. en renferme un ex. de 69 mm. accompagné d'une étiquette LK. — Aucun des ex. figurés par KIENER, p. 11, pl. 5, fig. 1-1*b*, et pl. 7, fig. 1, n'a été retrouvé.

77. informis Hw. in Brug., p. 699, pl. 337, fig. 8, de 56 ×27 mm. La coll. Hwass contient le Type figuré, il mesure 55,5 ×26 mm. C'est également celui que représente KIENER, p. 230, pl. 51, fig. 2 (soi-disant de la coll. Lamarck ?). — LK., p. 493, possédait 6 ex.,

dont un de 49,5 mm. Sa coll. en contient 3, respect. de 49 ×23,5; 38,5 ×20 et 28,5 ×14 mm. — Dans la coll. de Lessert se trouvent 2 ex. de 27 ×13 et 38 ×17 mm. Dépourvus des gibbosités caractéristiques, ils se rapprochent beaucoup du *guinaicus* Hw. in Brug.

78. jamaicensis Hw. in Brug., p. 700, pl. 335, fig. 4, de 40 ×22,5 mm. La coll. Hwass contient le Type figuré, de 39,5 ×23 mm. — Lk., p. 494, possédait un ex. de 31,5 mm. Sa coll. en renferme un de 43,5 ×26 mm., marqué nº 112, Cll. Lam., il ne correspond donc pas à celui mesuré par Lk. — Kiener, p. 194, représente, pl. 56, fig. 1*a*, un *mediterraneus var. jamaicensis*; il n'a pas été retrouvé. — Les nombreux ex. que la coll. de Lessert devrait posséder sont mélangés avec les *mediterraneus*; il n'est guère possible de les distinguer.

79. janus Hw. in Brug., p. 690, pl. 336, fig. 5 (*var. a* in Lk.), fig. 6 (*var. b* in Lk.). Dans la coll. Sollier se trouvent 4 ex., respect. de 76 ×34; 59 ×30; 61 ×30,5; 55 ×25,5 mm. Seules des dimensions approximatives sont données par Hwass, aussi n'est-il pas possible, vu la qualité de ses figures, de les identifier avec certitude. — Lk., p. 489, possédait 5 ex., dont un de 60 mm. Sa coll. renferme 4 ex., respect. de 71 ×35 (incertain pour la coll. Lk.); 50 ×24; 60 ×30 et 55 ×27 mm., ces deux derniers accompagnés d'une étiquette Lk. — La coll. Teissier contient un ex. de 58 ×26 mm. — Kiener, p. 128, pl. 29, fig. 2-2*b*, représente 3 ex. soi-disant de la coll. Lamarck ?; nous ne les possédons pas.

80. japonicus Hw. in Brug., p. 710, pl. 330, fig. 3, de 29,25 ×15,75 mm. Nous n'en possédons pas le Type. — Lk., p. 499, n'en possédait aucun. — Kiener, p. 125, pl. 79, fig. 4, reproduit la description et la fig. de Hwass. — Cette espèce serait synonyme du *C. largillierti* Kiener, p. 212, pl. 98, fig. 3 et pl. 101, fig. 1-1*a* (ap. Sow. in Tryon, vol. 6, p. 36).

81. lacteus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, p. 274; Lk., *An. s. vert.*, p. 481, possédait un ex. de 30 mm. Sa coll. en renferme un de 29,75 ×15 mm. C'est son Type. Sa spire est striée circulairement, mucronée, elle montre 10 tours environ, le dernier est orné d'à peu près 27 sillons. — Kiener, p. 268, pl. 60, fig. 4, a figuré très probablement le même ex., mais légèrement agrandi.

82. lamarcki Kiener, p. 240, pl. 83, fig. 4, de 38 mm. Ainsi que le dit l'auteur, il s'agit du *C. luzonicus* Hw. in Brug., *var. b.* Lk., qui se trouve dans la coll. Lk. et mesure 39,5 ×22,5 mm. (voir *luzonicus* Hw. in Brug., p. 706).

83. lamellosus Hw. in Brug., p. 636, pl. 322, fig. 5, de 15,75 ×9 mm. Type non retrouvé à Genève. — Lk., p. 460, n'en possédait aucun. — Cette espèce, dont l'ex., probablement perdu, est, ou ignorée des auteurs, ou considérée comme douteuse.

84. legatus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, p. 437; Lk., *An. s. vert*, p. 523, n'en possédait pas. Son Type doit se trouver au Musée de Paris. La coll. Sollier en renferme deux ex. de 33 ×14 et 33 ×13 mm. — Celle de de Lessert contient un ex. de 33,5 ×14 mm. — Kiener, p. 323, pl. 89, fig. 3, représente un ex. de la coll. de Lessert ? que nous ne possédons pas.

85. leoninus Hw. in Brug., p. 683, pl. 334, *var. A*, fig. 6, de 54 ×31,25 mm.; *var. B*, fig. 5, de 55 ×32,5 mm.; *var. C* (non figuré), de 67 ×40 mm.; *var. D*, pl. 335, fig. 5, de 67-40 mm. (Lk., p. 491, renvoie aussi à cette figure pour son *C. testudinarius var. b*); *var. E* de Hw. (*var. c* de Lk.), pl. 334, fig. 9). La coll. Hwass renferme l'ex. Type figuré *var. A*, de 51 ×32 mm.; l'ex. Type figuré *var. B*, de 56 ×33 mm.; et l'ex. Type figuré *var. D*, de 64 ×38 mm.; enfin un ex. *var. C*, non figuré, mais décrit, de 60 ×39 mm. — Lk., p. 486, possédait 4 ex. dont un de 54 mm. Sa coll. renferme 2 ex. de 51 ×32 et 31,5 ×18 mm. Kiener représente 2 ex., p. 72, pl. 19, fig. 2-2*a*, de la coll. Lamarck ? Nous ne les possédons pas. — La coll. Teissier renferme un ex. de 49 ×31 mm.

86. lineatus Chem., *Conch. Cab*, vol. 10, pl. 138, fig. 1285; Hw. in Brug, p. 645, pl. 326, fig. 2, de 45 ×22,5 mm. La coll. Hwass renferme l'ex. figuré, il mesure 45,5 ×23 mm. — Lk., p. 466, possédait un ex. de 40,5 mm. Sa coll. renferme le spécimen en question, il mesure 40,5 ×12 mm. Nous ne possédons pas l'ex. (de Lk ?) figuré par Kiener, p. 107, pl. 18, fig. 4.

87. lithoglyphus Hw. in Brug., p. 692, pl. 338, fig. 8, de 54 ×29,25 mm. Dans la coll. Hwass se trouve le Type de 52 ×29 mm. — Lk., p. 490, possédait 8 ex. dont un de 43,5 mm. Sa coll. en renferme un de 42,5 ×24,5 mm. (avec étiquette Lk.),

un de 43 ×23 et un de 33 ×16 mm. — Kiener, p. 127, pl. 29, fig. 1-1*a*, représente deux ex. de la coll. Lamarck (?), nous ne les possédons pas. — Dans la coll. Teissier, 3 ex. de 21 ×15; 36,5 ×18; 30 ×16 mm.

88. litteratus L. in Gmel., p. 3375; Hw. in Brug., p. 637, pl. 323, fig. 1-5, pl. 324, fig. 3-6, *var. A-I* (quelques-uns considérés par Lk. comme *litteratus* et *var.* et d'autres comme *millepunctatus* et *var.* de Lk). — La coll. Hwass renferme peut-être le Type de la *var. A*, pl. 323, fig. 1, mais il est plus petit (78 ×43 mm. au lieu de 85,5 mm.); en outre, un ex. de 77 ×45,5 mm. est peut-être l'ex. figuré pl. 324, fig. 5, *var. H* Hw. (= *litteratus var. c* de Lk.) Un ex. de 29,5 ×16,5 mm. est peut-être l'ex. figuré pl. 324, fig. 6, *var. B* Hw. (= *litteratus var. d* in Lk.). — Lk. possédait (p. 462) deux ex. dont un de 85 mm. Sa coll. renferme un ex. de 85 ×50 mm. — Nous n'avons pu retrouver les ex. de Kiener, p. 65, pl. 19, fig. 1-1*a*.

89. lividus Hw. in Brug., p. 630, pl. 321, fig. 5, de 42 ×22,5 mm. La coll. Hwass renferme un ex. de 43 ×26 mm. (?) qui correspond fort bien à la description de la *var. B* plutôt qu'à la figure de la *var. A*, laquelle montre une spire plus prononcée et une taille moindre. La spire ayant eu son apex poli artificiellement, elle s'en est trouvée raccourcie d'autant. — Lk., p. 457, possédait 2 ex. *var. a*, dont un de 38,25 mm.; 2 ex. *var. b*, dont un de 47 mm. Sa coll. contient 2 ex. *var. a*, de 37,25 ×22 et 31 ×17,5 mm. (avec étiquette Lk.) et 2 ex. *var. b*, de 46 ×26 et 29 ×17,25 mm (brun uniforme). Nous ne possédons pas les ex. (de Lk. ?) figurés par Kiener, p. 29, pl. 9, fig. 2-2*a*.

90. luzonicus Hw. in Brug., p. 706, pl. 338, fig. 6, de 40,5 ×24,75 mm. N'existe pas dans la coll. Hwass. — Lk., p. 497, possédait un ex. *var. b*, de 40,5 mm. Sa coll. renferme un ex. de 39,5 ×22,5 mm., Type de la *var. b* de Lk. C'est également l'ex. que Kiener figure et décrit p. 240, pl. 83, fig. 4, sous le nom de *lamarcki*.

91. madurensis Hw. in Brug., p. 709, pl. 333, fig. 3, de 27 ×13,5 mm. Il n'a pas été retrouvé dans la coll. Hwass. — Lk., p. 500, n'en possédait pas. — Kiener, p. 194, pl. 56, fig. 4, estime que c'est une simple *var.* du *C. mediterraneus*.

92. magdalenae Chenu, *Leçons élémentaires*, pl. 12, fig. 7; Kiener, p. 293, pl. 69, fig. 4. La coll. de Lessert contient le Type

figuré par CHENU et par KIENER, il mesure 52 mm. Il est également reproduit par CHENU, *Manuel*, fig. 1486, et par TRYON, vol. 6, p. 87, pl. 28, fig. 74. Ce dernier pense qu'il s'agit d'une *var.* pâle du *C. floccatus* Sow. Il est difficile de se prononcer sans avoir sous les yeux l'ex. de SOWERBY.

93. magellanicus Hw. in Brug., p. 633, pl. 322, fig. 3, de 27 ×14 mm. La coll. Hwass renferme l'ex. Type figuré, il mesure 26 ×14,25 mm. — LK., p. 458, n'en possédait pas. — KIENER, p. 99, pl. 29, fig. 3, a représenté le même ex. que Hwass.

94. magus L., *Syst. nat.*, p. 1171, nº 317; Hw. in BRUG., p. 723, pl. 341, *var. A*, fig. 8, de 65 ×29,25 mm.; *var. B*, fig. 4, *var. C* et *var. D* (non figurées). La coll. Hwass contient l'ex. figuré *var. A*, de 64,5 ×29 mm. — La coll. Sollier possède les ex. figurés par KIENER, p. 283, pl. 67, fig. 1*b*, de 51 ×22½ mm.; fig. 1** [1], de 57 ×25 mm. La coll. de Lessert renferme les ex. figurés par KIENER, pl. 67, fig. 1*c* (déterminé *raphanus* Brug. par KIENER) et pl. 67, fig. 1*. — LK., p. 509, possédait 7 ex., *var. a*, dont un de 50 mm. Sa coll. en renferme 4, avec étiquette LK., dont un de 40 ×22 mm. Aucun n'est figuré par KIENER, dont l'indication « coll. LK. » est inexacte. — La coll. Teissier contient un ex. de 51 ×23 mm., montrant une columelle anormale, tordue à sa base.

95. malacanus Hw. in Brug., p. 645, pl. 325, fig. 9, de 54 ×31 mm. La coll. Hwass ne contient pas le Type. — LK., p. 465, possédait un ex. de 54 mm. Sa coll. en renferme un de 53 ×30 mm. qui a presque exactement la taille de celui de HWASS. — La coll. de Lessert renferme un ex. de 49,5 ×30 mm. déterminé comme *centurio* Born, puis SOWERBY, au vu de l'ex., a corrigé le nom en *malacanus* Hw.

96. maldivus Hw. in Brug., p. 644, pl. 325, *var. A*, fig. 5, de 58 ×29 mm.; *var. B*, fig. 6, de 63 ×31,5 mm. Parmi les nombreux ex. de la coll. Sollier, je n'ai pas retrouvé ceux figurés par HWASS. — LK., p. 465, possédait 4 ex., dont un de 76,5 mm. Sa coll. en renferme 3, respect. de 75 ×43; 70 ×37 et 59 ×31 mm. Je n'ai retrouvé aucun des ex. (de LK. ?) figurés par KIENER, p. 122, pl. 30 et 31, fig. 1 et 2 (sous le nom de *generalis var.*).

---

[1] KIENER, dans sa planche 67, a figuré deux coquilles différentes sous le même nº 1; j'ai désigné celle de gauche par 1* et celle de droite par 1**.

97. marmoreus L. in Gmel., p. 3374; Hw. in Brug., p. 608, pl. 317, *var. A*, fig. 5; *var. B*, fig. 10; *var. C*, fig. 6; *var. D*, non figuré; *var. E*, fig. 8, de 67 ×40 mm.; *var. F*, non figuré, probabl. *artefact*, de 81 ×45 mm. L'ex. figuré *var. A* n'a pas été retrouvé dans la coll. Hwass; par contre, dans la coll. Sollier, un ex. de 99 mm. est figuré dans Chenu, *Illustr.*, pl. 1, fig. 1-1*a*, et Chenu, *Man.*, fig. 1440. — Lk., p. 442, possédait 3 ex. *var. A*, dont un de 92 mm. Sa coll. en renferme un de 63 mm. Kiener, p. 4, pl. 2, fig. 1, représente un ex. que nous ne possédons pas. — Hw. in Brug., *loc. cit.*, *var. B*, fig. 10. Dans la coll. Hwass se trouve l'ex. figuré, il mesure 29 ×16 mm. tandis que la figure est agrandie à 36,5 ×21 mm.; cet ex. est figuré également par Chenu, *Illustr.*, pl. 1, fig. 4. — Lk. p. 442, en possédait un échantillon. Sa coll. en renferme un de 45,5 mm. figuré dans Chenu, *Illustr.*, pl. 1, fig. 3. Les autres variétés de Hwass et Lk. ne sont pas représentées dans nos collections, sauf la *var. bandanus*, déjà énumérée à part (p. 169).

98. mauritianus Hw. in Brug., p. 703, pl. 330, fig. 9, de 31 ×20 mm. La coll. Hwass renferme un ex. de 31 ×20 mm. déterminé *puncticulatus*, c'est probablement le Type figuré; il en a exactement les dimensions et correspond fort bien à la description, quoique la figure de Hwass, probablement très imprécise, montre quelques différences avec l'ex. C'est également le spécimen représenté par Kiener, p. 173, pl. 69, fig. 2 (légèrement agrandi) indiqué par erreur comme « coll. Lk. ». — Lk., p. 495, renvoie à un ex. du Musée de Paris. — La coll. de Lessert en renferme 3 ex. qui sont en réalité des *catus*.

99. mediterraneus Hw. in Brug., p. 701, pl. 330, fig. 4, de 31 ×15,5 mm. Dans la coll. Hwass le Type figuré n'est pas reconnaissable. — Lk., p. 494, possédait 6 ex. de la *var. a* et un de la *var. b*. Sa coll. n'en contient que 3; ce ne sont pas les ex. figurés par Kiener, p. 193, pl. 56, fig. 1 à 1*f*.

100. melancholicus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, p. 430; Lk., *Ann. s. vert*, p. 513, renvoie pour son Type au Musée de Paris, de même Kiener, p. 279, pl. 45, fig. 3.

101. mercator L. in Gmel., p. 3383; Hw. in Brug., p. 675, pl. 333, *var. A*, fig. 7, de 36 ×20,25 mm; *var. D*, fig. 9, de 43 ×22,5 mm. La coll. Hwass renferme probablement le Type de la *var. A*, il a

35 ×19 mm., puis un autre ex. de 42 ×22 mm. en partie poli et dont parle BRUG., à la p. 676, 2e col. — LK., p. 482, possédait 2 ex. *var. A*, un ex. *var. b*, un ex. *var. c* et un *var. d*; la seule dimension indiquée est de 30 mm. Sa coll. n'en renferme plus aucun ex. — Dans la coll. de Lessert se trouvent les ex. figurés dans KIENER, p. 222, pl. 54, fig. 3*b*, de 27 ×15 mm.; fig. 3, de 35 ×18 mm., figuré aussi par CHENU, *Man.*, fig. 1490, et enfin la fig. 3*c*, de 30 ×16 mm.

102. miles L. in Gmel., p. 3377; Hw. in BRUG., p. 657, pl. 329, fig. 7, de 83 ×47 mm. La coll. Hwass renferme le Type, il a 83 ×47 mm., mais la figure exagère la hauteur de la spire et l'ornementation linéaire est mal rendue. — LK., p. 473, possédait 5 ex., dont un de 85 mm. Sa coll. en renferme 2 de 57 ×32 et 62 ×33,5 mm. Ce ne sont pas les ex. figurés par KIENER, p. 94, pl. 38, fig. 2.

103. miliaris Hw. in Brug., p. 629, pl. 319, fig. 6, de 43,75 ×27 mm. La coll. Hwass n'en contient pas. — LK., p. 456, possédait un ex. de 43 mm., *var. b*. Sa coll. renferme l'ex. en question, il a 42,5 ×26,5 mm. Ce n'est pas l'ex. figuré par KIENER, p. 42, pl. 13, fig. 1. — Cette espèce est très voisine du *barbadensis* Hw. TRYON, vol. 6, p. 22, considère le *barbadensis* comme identique au *miliaris var. abbreviatus* Nutall.

104. millepunctatus Lk., p. 461, *var. a* de LK. (= *litteratus var. I* Hw. in Brug., pl. 325, fig. 5); *var. b* Lk. (= *litteratus* Hw. in Brug., *var. G*, pl. 323, fig. 3); *var. c* Lk. (= *var. E* Hw. in Brug., pl. 323, fig. 2); *var. d* Lk. (= *litteratus var. D* Hw. in Brug., pl. 324, fig. 4); *var. e* Lk. (= *litteratus var. C* Hw. in Brug., pl. 324, fig. 3). — LK. possédait 2 ex. de sa *var. a*, dont l'un avait 112 mm. Sa coll. en renferme un ex. de 109 mm., c'est probablement le Type, il est un peu plus petit, parce que raccourci par le polissage. La coll. Hwass renferme un ex. de 126 ×69 mm. C'est probablement le Type figuré par HWASS, pl. 324, fig. 3 (*var. b* Lk. = *var. G*, du *litteratus* de Hw. in Brug.). Les ex. figurés par KIENER, p. 64, pl. 18, fig. 1 et pl. 1, ne se trouvent pas à Genève.

105. mindanus Hw. in Brug., p. 711, pl. 330, fig. 7, de 31,5 ×16,5 mm. — LK., p. 498, possédait un ex. de 40,75 mm. Sa coll. renferme un ex. marqué par VALENCIENNES «Cll. Lam., nº 122». Mais cet ex. possède exactement la taille indiquée par HWASS pour son Type. Quoiqu'il ne porte pas le « S » caractéristique visible, et ne

corresponde pas d'une façon satisfaisante à la mauvaise fig. de Hwass, je suis enclin à y voir le Type de l'espèce, étant donné que l'ex. possédé par Lk. devait avoir 40,5 mm. C'est en tout cas l'ex. figuré par Kiener, p. 191, pl. 59, fig. 3; il provient des Philippines. La coll. de Lessert renferme 3 ex. de 32,5 ×17,5 mm.; 30 ×15,5 et 27 ×14,5 mm. désignés comme *aurantius* Hw. in Brug. Dautzenberg, les ayant examinés, a corrigé la détermination en *mindanus* Hw.

106. minimus L. in Gmel., p. 3382; Hw. in Brug., p. 618, pl. 322, fig. 2, de 24,75 ×15,75 mm. dans le texte et de 37,5 ×27,5 mm. dans la figure. La coll. Sollier en contient 2 ex. de 39 ×23,5 mm. et de 34 ×20 mm. — Lk., p. 450, possédait 6 ex. dont un de 32 mm. Sa coll. en renferme 3 dont un de 32 ×22,5 mm., puis un de 32 ×40 mm., ex. figuré par Chenu, *Man.*, fig. 1460. — La coll. Teissier contient 5 ex. de 25 à 39 mm. — Les ex. figurés par Kiener, p. 44, pl. 14, fig. 1-1*c*, ne se trouvent pas à Genève.

107. mitratus Hw. in Brug., p. 738, pl. 342, fig. 3, de 42,75 ×13,5 mm. La coll. Hwass renferme l'ex. Type, il mesure 42,25 ×15 mm. La figuration est mauvaise; c'est aussi, probablement, l'ex. reproduit par Kiener, p. 303, pl. 88, fig. 7. — Lk., p. 514, possédait 2 ex. dont un de 27 mm. Sa coll. en renferme 2 de 26 ×11 et 22 ×9 mm, leur appartenance à Lk. me paraît incertaine.

108. monachus L., *Syst. Nat.*, p. 1168; Hw. in Brug., p. 670, pl. 329, *var. A*, fig. 1, de 42,75 ×18 mm.; *var. B*, fig. 2, de 45 ×18 mm. Dans la coll. Hwass, un ex. de 40 ×19 mm. est probablement l'ex. figuré de la *var. A.*, c'est aussi vraisemblablement l'ex. de Kiener, p. 236, pl. 50, fig. 1. La coll. Sollier contient un ex. de 41 ×20 mm., c'est probablement l'ex. de Kiener, pl. 50, fig. 1*a*. — Lk., p. 478, en possédait 2 ex. de la *var. b*, dont un de 40,5 mm. Sa coll. renferme 2 ex. (accompagnés d'une étiquette Lk. mais sans inscription « Cll. Lam. » sur les coquilles) qui sont de couleur brique et mesurent 50 ×23 et 42 ×22 mm., la première est probablement l'ex. de Kiener, pl. 50, fig. 1*b*, et les deux autres, marqués intérieurement d'un « Cll. Lam. », mesurent 42 ×22 et 50 ×23 mm. Ces dimensions ne correspondent pas à celles de Lk., ce qui ne peut guère s'expliquer que par un mélange d'étiquette. — La coll. Teissier renferme l'ex. de 32 ×20 mm., probablement figuré par Kiener, pl. 50, fig. 1*c*, et un ex. de 44,5 ×23,5 mm.

109. monile Hw. in Brug., p. 646, pl. 325, fig. 7, de 57 ×27 mm., et *var. b* de Lk., fig. 8. La coll. Hwass renferme l'ex. désigné par Lk. comme sa *var. b*, c'est celui de la pl. 325, fig. 8, il mesure 70 ×36 mm. — Lk., p. 466, en possédait 7 ex. dont un de 74,5 mm. Sa coll. en renferme 3, respect. de 74,5 ×37; 47 ×24 et 46 ×21 mm. Aucun de nos ex. ne peut être identifié avec les figures de Kiener, p. 123, pl. 31, fig. 1, 1*a*, 1*b*, qui proviendraient d'ex. de Lk. (?).

110. monilifer Brod., *Proc. zool. Soc.*, 1833, p. 54; Sowerby, *Conch. Ill.*, pl. 6, fig. 37. La coll. de Lessert contient un ex. de 40 mm. figuré par Kiener, p. 141, pl. 93, fig. 1. Il provient de l'Amérique du Sud.

111. mozambicus Hw. in Brug., p. 696, pl. 337, *var. A*, fig. 2, de 45 ×20 mm., *var. B*, fig. 1, de 40,5 ×18 mm. La coll. Hwass renferme un ex. de 43 ×20 mm. correspondant en tous points avec la description de Brug., la figure indique de trop nombreuses zones articulées de brun au-dessus de la fascie; c'est peut-être le Type de Hwass pl. 337, fig. 1. Il est également difficile d'affirmer que c'est l'ex. figuré par Kiener, p. 231, pl. 51, fig. 1*a*. — Lk., p. 492, possédait 3 ex. dont un de 27 mm. Sa coll. n'en contient aucun.

112. mus Hw. in Brug., p. 630, pl. 320, fig. 9, de 45 ×27 mm. La coll. Hwass renferme un ex. de 43,5 ×26 mm. C'est le Type figuré. — Lk., p. 457, possédait 8 ex. dont un de 33,75 mm. Sa coll. n'en renferme plus que 4 ex. de 33; 32 et 2 de 31 mm. — Kiener, p. 23, pl. 24, fig. 3, donne un ex. de 44 mm. qui n'est pas celui dont parle Lk.— La coll. de Lessert en renferme 20 ex. de toutes dimensions.

113. muscosus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, n° 105. Lk., *An. s. vert.*, p. 492, renvoie à un ex. du Musée de Paris. — Kiener, p. 204, pl. 42, fig. 1*b*, considère cette espèce comme une var. du *characteristicus* Chemn. ou même du *questor* Lk.

114. musicus Hw. in Brug., p. 629, pl. 322, fig. 4, de 18 ×9 mm. Je n'ai pas retrouvé le Type dans la coll. Hwass. — Lk., p. 456, possédait 5 ex. dont un de 20,25 mm. Ils se retrouvent dans sa coll. et mesurent respect. 20 ×12; 16,5 ×10; 16 ×10; 14 ×9; 18 ×9 mm. Je n'ai pas retrouvé les ex. figurés par Kiener, p. 61, pl. 13, fig. 6 à 6*a*.

115. mustelinus Hw. in Brug., p. 654, pl. 327, fig. 6, de 65 ×36 mm. La coll. Hwass ne contient pas le Type; par contre, un ex. de la coll. Sollier, de 52-29 mm., est probablement figuré par KIENER, p. 90, pl. 20, fig. 2*a*, et un autre ex., de 45 ×25,5 mm., par CHENU, *Man.*, fig. 1482. — LK., p. 471, possédait 3 ex. dont un de 67 mm. Sa coll. en contient 2 de 67 ×38 et 50 ×27 mm.

116. narcissus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, nº 105; LK., *An. s. vert.*, p. 492, possédait un ex. de 49 mm. Ce Type se trouve dans sa coll., il mesure 47 ×26 mm., il est figuré par KIENER, p. 161, pl. 52, fig. 4, et par REEVE, fig. 155.

117. nebulosus Sol.; Hw. in BRUG., p. 606, pl. 317, fig. 1-4. La coll. Hwass contient l'ex. représenté fig. 1, il mesure 63 ×37 mm. — LK., p. 449, possédait 12 ex. dont un de 69 mm. Sa coll. en renferme 8, dont un de 69 ×42,5 mm. — Dans la coll. Sollier se trouve un ex. de 54,5 ×32 mm. figuré par KIÉNER, p. 16, pl. 24, fig. 2. — La coll. Teissier contient un ex. de 52 ×30 mm.

118. nemocanus Hw. in Brug., p. 712, pl. 338, fig. 5, de 87 ×47 mm. La coll. Hwass renferme le Type figuré, il mesure 87 ×47 mm. — KIENER, p. 82, pl. 35, fig. 3, représente un ex. du Musée de Paris. — LK., p. 500, n'en possédait pas.

119. nicobaricus Hw. in Brug., p. 612, pl. 318, fig. 9. Le Type ne se trouve pas à Genève. — LK., p. 444, possédait un ex. de 43,75 mm. Dans sa coll. se trouve un ex. de 43,5 ×24,5 mm. (avec étiquette LK.). Il est figuré par CHENU, *Illustr.*, pl. 1, fig. 10. — La coll. de Lessert contient un ex. de 51 ×21 mm. figuré par CHENU, *Illustr.*, pl. 1, fig. 9, et par KIENER, p. 9, pl. 8, fig. 1.

120. nimbosus Hw. in Brug., p. 732, pl. 341, fig. 5, de 35 ×15 mm. La coll. Hwass renferme 2 ex.: un de 35 ×16 mm. qui correspond aux dimensions et à la description donnée par BRUG., mais qui concorde mal avec la figure plus grande; un autre ex. de 36,5 ×19,5 mm. correspond bien à la figure, mais moins à la description. — LK., p. 512, possédait un ex. de 34 mm. Sa coll. en renferme un de 34 ×15,5 mm. — L'ex. figuré par KIENER, p. 219, pl. 45, fig. 4, de 50 mm., soi-disant de la coll. Lamarck, ne se trouve pas à Genève.

121. nivosus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, nº 95; Lk., *An. s. vert.*, p. 488, renvoie pour son Type de 42 mm. au Musée de Paris. Sa coll. n'en renferme aucun, malgré l'indication de Kiener, p. 226, pl. 81, fig. 1-1*f*. — Les auteurs considèrent l'espèce de Lk. comme synonyme du *venulatus* Hw. in Brug. Parmi les 8 figures de Kiener, les fig. 1*e* et 1*f* correspondent, mais d'une façon incertaine, aux ex. respect. de 24 ×18 et 28 ×12,5 mm. de la coll. de Lessert et non pas de Lk., comme le dit Kiener. — La coll. Teissier renferme 5 ex. de 37,5; 28; 23; 22 et 19,5 mm.

122. nobilis L., *Syst. nat.*, p. 1168; Hw. in Brug., p. 715, pl. 339, *var. A*, fig. 8 et *var. B*, fig. 7. La coll. Hwass n'en renferme pas, mais dans celle de Sollier, un ex. de 58 ×28 mm. est figuré par Chenu, *Man.*, fig. 1479; puis un autre ex. de 34 ×16 mm. représenté par Kiener, p. 290, pl. 49, fig. 1*c*. — Lk., p. 504, possédait un ex. de 56,25 mm. Il se retrouve dans sa coll. et mesure 57 ×26,5 mm. C'est l'ex. figuré par de Lessert, *Rec. de Coq.*, pl. 40, fig. 10; Chenu, *Illustr.*, pl. 4, fig. 10*a-b* et probablement aussi par Kiener, pl. 49, fig. 1. — La coll. de Lessert contient les ex. figurés par Kiener, pl. 49, fig. 1*b*, de 49 ×23,5 mm., et pl. 49, fig. 1*a*, de 55 ×27 mm.

123. nocturnus Hw. in Brug., p. 611, pl. 318, *var. A*, fig. 1, de 67,5 ×29 mm.; *var. B*, fig. 6; *var. c* (de Lk.), fig. 2. La coll. Hwass renferme l'ex. représenté fig. 2 (taille de la fig. de Hw.: 55,5 mm.) de 55,5 mm., qui serait donc une var. non nommée par Hwass, et désignée par *var. c* dans Lk., p. 443. La coll. Sollier renferme 2 ex.: de 42 mm. figurés par Chenu, *Illustr.*, pl. 1, fig. 8*b*, et de 54,5 mm. figuré également par Chenu, pl. 1, fig. 8*d*, et Chenu, *Man.*, fig. 1439. — Lk., p. 443, possédait 4 ex. de la *var. a*, dont un de 49,5 mm. Sa coll. n'en renferme qu'un de 46,5 mm., figuré par Chenu, *Illustr.*, pl. 1, fig. 8*a*. — La coll. de Lessert renferme 7 ex. dont 4 sont figurés par Chenu, *Illustr.*, pl. 1, ils mesurent: fig. 8*e*, 48 mm.,; fig. 8, 45 mm.; fig. 7, 60,5 mm.; et Kiener, p. 7, pl. 2, fig. 2*a*, de 62 mm.; Chenu, pl. 1, fig. 6, et pl. 4, fig. 18*a-b*; et Kiener, pl. 2, fig. 2 [1].

---

[1] Ces trois figures pour une même coquille sont intéressantes à examiner, elles montrent comment la figuration d'un même spécimen peut varier selon qu'il est vu par tel ou tel dessinateur ou graveur. Dans les figures de Kiener, pl. 2, fig. 2-2*a*, plusieurs éléments ont été oubliés; dans celles de Chenu, pl. 1,

124. nussatella L. in Gmel., p. 3390 (pour la *var. b* de Lk.): Hw. in Brug., p. 736, pl. 342, *var. A*, fig. 8, de 67 ×22,5 mm.; *var. B*, fig. 2, de 40,5 ×13,5 mm. La coll. Hwass ou Sollier (?) renferme un ex. de 65 ×23 mm.; c'est peut-être l'ex. figuré *var. A*, mais le dessin en serait assez approximatif. — Lk., p. 515, possédait 2 ex. *var. A*, dont un de 65 mm. et un *var. B (granulosa)*. Sa coll. ne renferme qu'un ex. *var. b*, de 49,5 ×17 mm., avec étiquette Lk.; plus un petit ex. de 26 ×9,5 mm., probablement de la *var. A*. — Un ex. figuré par Kiener, p. 299, pl. 53, fig. 2 (coll. Lk. ?) ne se trouve pas à Genève. — La coll. de Lessert en renferme 10 ex. dont un de 80 ×30 mm., deux autres sont marqués d'une vieille inscription « B. D. » assez fréquente dans nos coll., mais de signification restée incompréhensible, peut-être Bandeville (?).

125. obesus Hw. in Brug., p. 623, pl. 320, *var. A*, fig. 8, et *var. B*, fig. 5 (*ceylanicus* Chemn., vol. 10, pl. 142, fig. 1318). La coll. Hwass renferme un ex. de 64,5 ×45,5 mm. non figuré, mais décrit par Brug. p. 624, 2e colonne, 2e alinéa (« à spire plane »). — Lk., p. 453, possédait 2 ex. dont un de 51,75 mm. Sa coll. en renferme 2, mais de 37,5 ×21 et 40,5 ×22,5 mm. Comme aucun d'eux n'a la dimension donnée par Lk., il y a probablement erreur, tout au moins partielle. Un des ex. de la coll. de Lessert, correspondant fort bien à la diagnose de Lk., mesure 51 mm. C'est peut-être l'ex. de Lk. que Valenciennes aurait omis de marquer, ou confondu avec un autre. Notre coll. ne contient pas l'ex. figuré par Kiener, p. 41, pl. 10, fig. 3 (coll. Lk. (?) et Muséum de Paris).

126. ochraceus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, p. 275; Lk., *An. s. vert.*, p. 483, décrit un ex. de 28,25 mm. du Musée de Paris.; il en est de même pour Kiener, p. 197, pl. 37, fig. 2-2*a*.

127. omaicus Hw. in Brug., p. 714, pl. 339, fig. 3, de 65 ×31,5 mm. La coll. Hwass renferme le Type figuré, il mesure 64 ×30,5 mm.; il est représenté par Chenu, *Man.*, fig. 1524. — La coll. Sollier contient un autre ex. de 80 ×32 mm. — Lk., p. 503, et Kiener, p. 291, pl. 32, fig. 2, renvoient aux ex. du Musée de Paris. On admet que cette espèce est synonyme de *C. thomae* Gmel.

---

fig. 6, le dessin, quoique complet, laisse à désirer; tandis que dans la pl. 4. fig. 18 *a-b*, la figuration est plus exacte et plus artistique, mais le galbe de la coquille est trop convexe, et pourtant ces deux figures sont signées du même dessinateur.

128. omaria Hw. in Brug., p. 743, pl. 344, fig. 3, de 67 ×27 mm. Aucun des 5 ex. marqués « S » ne correspond avec la fig. du Type, pas plus que les 14 ex. de la coll. de Lessert. — Lk., p. 518, possédait 5 ex., dont un de 63 mm. Sa coll. n'en renferme plus que 3, dont un de 61 ×29 mm. est figuré par Kiener, p. 342, pl. 79, fig. 1. Reeve met l'espèce en synonymie avec *C. pennaceus* Born.

129. pagodus Chenu. (Voir *cancellatus* Hw. in Brug.)

130. panniculus Lk. (*textile* Hw. in Brug., *var. G*), *Ann. Mus. Paris*, 1810, p. 435 (55 mm. de long.); Lk., *An. s. vert.*, p. 520, possédait 3 ex., dont un de 63 mm. Sa coll. en renferme un seul de 62,5 ×30 mm. C'est très probablement le Type dont parle Lk. dans ses *An. s. vert.*, mais non pas celui des *Ann. Mus. Paris*. La coll. Hwass renferme un ex. dont le « S » n'est plus visible, il a été probablement rongé par la corosion interne de la coquille; il présente une analogie frappante de forme et de dimensions (52,5 ×27,5 mm.) avec la figure de Hw. in Brug., pl. 347, fig. 1. Par contre, cette figure ne montre que des détails d'ornementation probablement mal rendus. C'est l'ex. figuré par Kiener, p. 337, pl. 87, fig. 1*a*; tandis que la fig. 1 est celle de la coquille représentée par Brug. sous le nom de *archiepiscopus*, Type pl. 346, fig. 1.

131. papilionaceus Hw. in Brug., p. 665, pl. 330, *var. A*, fig. 8, de 121 ×81 mm.; *var. B*, fig. 5, de 70 ×42 mm.; *var. C*, fig. 2, de 56,5 ×34 mm.; *var. D*, fig. 1, de 51,5 ×31,5 mm. La coll. Hwass renferme 3 ex. qui sont les Types figurés; la *var. B* de 77 ×44 mm. [1], la *var. C* de 56,5 ×34,5 mm. et la *var. D* de 52,5 ×32 mm. — Lk., p. 476, possédait 6 ex. de la *var. a*, dont un de 103,5 mm. et un ex. *var. b*. Sa coll. contient 4 ex. de la *var. a*: un de 102,5 ×59 mm., c'est celui dont il donne la dimension; un de 61 ×36 mm. (avec une étiquette Lk.); un de 83 ×53,5 mm. et un de 69 ×38 mm. déterminé comme *prometheus*, mais portant le n° 71 du *papilionaceus*. Enfin, un ex. *var. b*, de 95 ×55 mm. — La coll. Teissier renferme un ex. de 31 ×19 mm. — L'ex. figuré par Kiener, p. 69, pl. 24, fig. 1, ne se trouve pas à Genève.

132. pastinaca Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, n° 60; Lk., *An. s. vert.*, p. 469, possédait 3 ex. dont un de 31,5 mm. Dans sa coll., un

[1] La taille donnée par Hwass est de 70 × 42 mm., mais sa figure a bien 77,5 mm. de long.

ex. de 31 mm., portant le nº 60, était mêlé aux *C. daucus*; c'est probablement le Type du *pastinaca* de Lk. — L'ex. figuré dans Kiener, p. 100, pl. 26, fig. 2, de la coll. de Lessert, n'a pas été retrouvé. Lk. dit que la spire n'est pas tachetée; Kiener, par contre, la dit et la figure mouchetée.

133. pennaceus Born., *Mus. Caes.*, pl. 7, fig. 15 (14 par erreur), p. 167; Hw. in Brug., p. 745, pl. 344, fig. 4. Dans la description la taille est de 76 mm., dans la figure de 80 ×40 mm. — Lk., p. 519, possédait un ex. de 54 mm. Sa coll. en renferme un de 35,5 ×31 mm.; il est figuré par Kiener, p. 339, pl. 89, fig. 2.

134. pertusus Hw. in Brug. (*amabilis* Lk.), p. 686, pl. 336, fig. 2, de 50 ×24 mm. La coll. Hwass renferme le Type figuré, il mesure 49 ×24 mm. — Lk., p. 487, renvoie à la coll. du Musée de Paris. Sa coll. ne renferme que des ex. déterminés: *amabilis* Lk. — L'ex. de Kiener, p. 84, pl. 35, fig. 1-1*a*, provient du Musée de Paris.

135. pontificalis Lk., *Ann. Mus. Paris*, nº 36; Lk., *An. s. vert.*, p. 459, en possédait 2 ex. dont un de 33,75 mm. Sa coll. contient 2 ex.: 1º un de 33 ×17,5 mm., c'est le Type. Il est complètement blanc, à spire élevée, fortement tuberculeuse, ne montrant plus sur cette dernière que quelques vestiges d'épiderme brun foncé. Sa forme générale est assez différente du spécimen suivant; 2º celui-ci mesure 26 ×15 mm., il est figuré agrandi, et de façon défectueuse par Kiener, p. 35, pl. 13, fig. 5, et d'une façon exacte par de Lessert, pl. 40, fig. 15*a-b*, et par Chenu, *Man.*, fig. 1457. Cette coquille montre un revêtement épidermique jaune olivâtre, interrompu, laissant voir deux zones continues blanches, une au-dessous des tubercules, et une autre, plus large, à la base du tour. La disposition de ces zones blanches et des restes d'épiderme foncé se retrouvent exactement reproduites sur les figures de Reeve, de Sowerby et de Martini et Chemnitz (2e édit.).

136. portoricanus Hw. in Brug., p. 714, pl. 338, fig. 4, de 40,5 ×22,5 mm. La coll. Sollier renferme un seul ex. de 25 ×18,5 mm., il était faussement désigné sous le nom de *verrucosus* Brug. *var.* — Lk., p. 502, n'en possédait pas, et Kiener, p. 179, pl. 84, fig. 1, a figuré un ex. de la coll. Largilliert. Divers auteurs mettent cette espèce en synonymie avec *testudinarius* Mart., ce qui me semble une erreur.

137. praefectus Hw. in Brug., p. 734, pl. 343, fig. 6, de 63 ×25 mm. (*ochroleucus* L. in Gmel., p. 3391). Nous ne possédons pas le Type à Genève. — Lk., p. 513, renvoie à la coll. du Musée de Paris, de même que Kiener, p. 296, pl. 41, fig. 3. — La coll. de Lessert renferme un ex. de 64 ×24,5 mm. et un de 49 ×20,5 mm. d'Australie.

138. praelatus Hw. in Brug., p. 746, pl. 345, fig. 4, de 47 ×22,5 mm. La coll. Hwass contient un ex. de 47 ×23,5 mm. qui correspond parfaitement par sa description et sa dimension au Type figuré; par contre, les détails d'ornementation, si c'est bien de cet ex. qu'il s'agit, sont mal rendus. Un second ex. de 39,5 ×18 mm. a été figuré par Hw. in Brug., pl. 343, fig. 5, mais non décrit. D'après une note de Lk., p. 526, il semblerait, par certains caractères, que ce soit un *colubrinus* Lk. Par contre on est frappé de la ressemblance de cet ex. avec la coquille figurée par Reeve, n° 120, sous le nom de *praelatus* Brug. — Lk., p. 520, possédait 2 ex. dont un de 48 mm. Sa coll. renferme ce spécimen qui mesure 47 ×24 mm., c'est celui représenté par Kiener, p. 340, pl. 89, fig. 1.

139. prometheus Hw. in Brug., p. 667, pl. 331, *var. A*, fig. 5, de 141 ×74 mm., et pl. 332, fig. 8 (*var. B*). Nos collections ne contiennent pas de spécimens certains, cependant la coll. Sollier renferme 2 ex., un de 124 ×64 mm. et un de 102 ×62 mm. Ces 2 individus, plus petits que les ex. décrits ou figurés, sont probablement des *C. siamensis* Hw. — Lk., p. 477, possédait un ex. *var. b*, de 110 mm.; c'est très probablement celui de sa collection, mais qui mesure exactement 107 ×55,5 mm. Les deux ex. figurés par Kiener, p. 71, pl. 25, fig. 1, et pl. 85, fig. 1, ne sont pas à Genève, et n'appartenaient pas à la coll. Lamarck.

140. proteus Hw. in Brug., p. 682, pl. 334, *var. A*, fig. 1, de 54 ×31 mm.; *var. B*, fig. 2, de 49 ×29 mm. Parmi les ex. de la coll. Sollier, il est impossible de retrouver les Types de Hwass dont les figures sont trop imprécises. — Lk., p. 486, possédait 2 ex. *var. a* et 2 ex. *var. b*, dont un de 54 mm. « environ ». Sa coll. en renferme un de 49 ×32 mm. et un de 36 ×22 mm. Les ex. (de Lk. ?) figurés par Kiener, p. 165, pl. 42, fig. 2-2*a* ne se trouvent pas à Genève.

141. pulchellus Swains., *Zool. Illustr.* première sér., t. 2, pl. 65; Lk. (édit. Desh.), vol. 11, p. 136, nº 196; Kiener, p. 109, pl. 59, fig. 1-1*a*. Ces dernières figures représentent des ex. de la coll. de Lessert, que je n'ai pas retrouvés. Cette coll. renferme 3 ex. déterminés *lineatus* et *planorbis* qui sont en réalité des *pulchellus* Sw.

142. pulicarius Hw. in Brug., p. 622, pl. 320, fig. 2, de 42,75 ×31,5 mm. La coll. Hwass renferme un ex. de 45 ×29 mm. qui correspond assez bien avec la figure et la description de Brug. Dans la coll. Sollier, un ex. de 59 ×35 mm. est probablement figuré par Kiener, p. 39, pl. 10, fig. 2. La coll. de Lessert renferme un ex. de 53 mm. figuré par Chenu, *Man.*, fig. 1442. — Lk., p. 453, en possédait 3 ex. dont un de 51,75 mm. Sa coll. en renferme un ex. de 62 ×33,5, un de 39,5 ×25 et un de 35,5 ×23 mm. Les ex. de la coll. de Lessert portaient le nom de *fustigatus* Brug., espèce très semblable, que Tryon et Crosse considéraient comme variété ou comme synonyme.

143. punctatus Hw. in Brug., p. 628, pl. 319, fig. 8, de 54 ×31,5 mm. La coll. Hwass renferme un ex. de 54 ×31,5 mm.; c'est probablement le Type, mais la figure montre une spire plus renflée. — Lk., p. 455, possédait un ex. de 48,5 mm., il se retrouve dans sa coll., mesurant 48,5 ×27 mm. — Kiener, p. 21, pl. 9, fig. 1, représente un ex. de 60 mm. qui ne correspond pas avec celui de Lk., et que nous ne possédons pas.

144. puncticulatus Hw. in Brug., p. 702, pl. 331, *var. A*, fig. 2, et *var. B*, fig. 8. — La coll. Hwass renferme un ex. de 26,5 ×16 mm., c'est le Type de la *var. B*, puis probablement le Type de la *var. A*, de 24,5 ×16 mm. Enfin un ex. de 28 ×16 mm. (Hw. in Brug., pl. 338, fig. 3, resté anonyme dans l'explication des planches, et non mentionné dans Lk.) est probablement l'ex. figuré de Hwass. — Lk., p. 495, n'en possédait pas. — Dans Kiener, p. 172, pl. 60, fig. 1*b*, se trouve un ex. qui est peut-être celui de la coll. de Lessert, il mesure 35 ×23 mm. — La coll. Teissier renferme un ex. de 35 ×19,5 mm., très voisin de la figure de Kiener, pl. 60, fig. 1*a*.

145. puncturatus Hw. in Brug., p. 635, pl. 322, fig. 9, de 20,25 ×11,25 mm., n'a pas été retrouvé dans la coll. Hwass. — Lk., p. 460, n'en possédait pas. — Kiener ne le mentionne pas.

Tryon, vol. 6, p. 83, pl. 26, fig. 55, qui admet l'espèce, reproduit la fig. 104, de Sowerby, *Thesaurus*; Reeve, fig. 261, représente un ex. de la coll. Cuming qui semble assez différent de celui de Hwass.

146. purpurascens Brod., *Proc. Zool. Soc.*, 1833; Lk. (édit. Desh.), vol. 11, p. 134, Kiener, p. 189, pl. 39, fig. 2 et pl. 61, fig. 3. La coll. de Lessert renferme, avec 5 autres coquilles, un ex. de 46×28,5 mm. figuré par Kiener, pl. 61, fig. 3. La coll. Teissier contient 2 ex. de 74,5×47 et 42×24 mm.

147. pusillus Lk., p. 461 (non Chemn., vol. 11, pl. 183, fig. 1788-89) possédait 4 ex. dont un de 20,5 mm. Sa coll. en contient 3: un de 20,25×11,25 mm. (avec étiquette Lk.). C'est très probablement son Type, il est figuré par Kiener, p. 63, pl. 43, fig. 2; un ex. de 20×11,5 et un de 17,5×9,5 mm. Ces spécimens correspondent assez bien à la diagnose de Chemnitz et très exactement à celle de Lk., ils ne sont pas couronnés, mais ils en ont seulement l'apparence. La hauteur de la spire ne correspond pas à la figure de Chemnitz. Ces deux auteurs décrivent des lignes articulées brunes et blanches qui existent très nettement chez les ex. de Lk. Premièrement Kiener renvoie à la figure dont nous possédons l'ex., puis, il fait remarquer que l'espèce ne peut guère être la même que celle figurée par Chemnitz. Pour cette dernière il renvoie aux fig. 7 et 7*a* de sa pl. 55, qui ont un aspect très différent. Les auteurs admettent que les ex. dénommés par Lk. représentent une autre espèce que celle de Chemnitz sur le nom de laquelle ils ne se prononcent pas, mais que Kiener pense pouvoir désigner comme *C. catus* Hw. juv.

148. pusio Hw. in Brug., p. 710, pl. 334, fig. 4, de 18×9 mm. Je n'ai malheureusement pas retrouvé le Type de cette espèce si incertaine. — Lk., p. 499, n'en possédait pas. — Kiener, p. 185 (à propos de *catus* et de *pusillus*) ne mentionne pas le nom de *pusio*. Cependant l'échantillon de *pusillus* de la coll. Lamarck, figuré par Kiener, pl. 43, fig. 2, correspond fort bien avec la description de *pusio* dans Brug. Reeve, nº 89, pense que c'est un *mediterraneus*; Tryon, vol. 6, p. 93, considère l'espèce comme douteuse; enfin Paetel, II, p. 305, et Mart. et Chemn. (2e édit.), p. 129, mettent le *pusio* en synonymie du *jaspideus* Gmel.

149. pyramidalis Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, p. 438; Lk., *An. s. vert.*, p. 525, possédait un ex. *var. b*, de 42,75 mm. Il ne se retrouve pas dans sa coll. Ce serait, d'après Lk., la *var. M* du *C. textile* L. de Hw. in Brug., p. 756, pl. 347, fig. 5, que nous ne possédons pas non plus. Dans la coll. de Lessert, 2 ex. de *pyramidalis* correspondent mieux avec la figure de Reeve qu'avec les descriptions de Brug. et de Lk. Ce sont plutôt des *archiepiscopus* Brug., ils mesurent 40 ×19 et 46 ×20 mm. — Les ex. figurés par Kiener, p. 329, pl. 85, fig. 1*a*, et 96, fig. 2-2*a*, provenant soi-disant de la coll. Lamarck, n'ont pas été retrouvés.

150. quercinus Hw. in Brug., p. 681, pl. 332, fig. 5 et 6. La coll. Hwass renferme le Type figuré; il mesure 86,5 ×53,5 mm. de même que celui de la fig. 6, de 82,5 ×54 mm. — Lk., p. 485, en possédait 4 ex., dont un de 76,5 mm. Sa coll. en contient un seul de 76 mm. (avec étiquette Lk.). — Les ex. figurés par Kiener, p. 93, pl. 32, fig. 1, et pl. 33, fig. 2, provenant de la coll. Lamarck (?) ne se trouvent pas à Genève.

151. questor Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, p. 281; Lk., *An. s. vert.*, p. 491, renvoie au Muséum de Paris ainsi que Kiener, p. 203, pl. 42, fig. 1-1*b*. — Deshayes, Kiener, Tryon et Tomlin admettent l'identité de l'espèce de Lk. avec le *C. characteristicus* Chemn.

152. radiatus Gmel., p. 3386 (= *spectrum laevis* Mart. et Chemn., pl. 53, fig. 584. = *martinianus* Reeve, fig. 217); Lk., (édit. Desh.), vol. 11, p. 154. — La coll. Sollier en contient 2 ex. de 46 ×25,5 et 38,5 ×19 mm. — La coll. de Lessert renferme un ex. de 38 ×20 mm. C'est probablement celui figuré par Kiener (sous le nom de *martinianus*), p. 276, pl. 60, fig. 2; il ressemble beaucoup au *lacteus* de Lk.

153. ranunculus Hw. in Brug., p. 671, pl. 331, fig. 1, de 45 ×22,5 mm. La coll. Hwass contient le Type, de 45 ×22,5 mm.; la description de Brug. correspond exactement à notre individu; malgré la figure de Hwass, très mauvaise, il n'y a pas de doute que ce ne soit l'ex. de Hwass. — Lk., p. 479, n'en possédait pas. Il ne semble pas que les auteurs aient vu le Type, car Kiener, p. 189, pl. 40, fig. 1*c*, représente un *achatinus* Ch. presque typique. Reeve pense que cette espèce est un individu décoloré d'*achatinus*. En

réalité, c'en est peut-être une variété, mais de couleur rouge ou rose, avec des lignes circulaires ponctuées particulièrement prononcées.

154. raphanus Hw. in Brug., p. 722, pl. 341, *var. A*, fig. 2, de 61 ×29 mm. et *var. B*, fig. 1. La coll. Hwass renferme l'ex. Type figuré *var. A*, il mesure 61 ×30 mm. — Lk., p. 508, possédait 7 ex. dont un de 57 mm. Sa coll. en renferme 5 dont un de 56 ×25,5 mm., puis 4 autres, respect. de 47, 39, 46 et 46,5 mm. — Kiener, p. 283, pl. 67, fig. 1*c*, a figuré sous le nom de *magus* L., *var. raphanus*, un ex. de la coll. de Lessert qui mesure 66 ×29,5 mm.

155. rattus Hw. in Brug., p. 700, pl. 338, *var. A*, fig. 7, de 43 ×24 mm. et *var. B*, fig. 9. La coll. Hwass renferme un ex. de 46 ×29 mm. déterminé *questor* Lk. D'après la taille qui n'est pourtant pas exactement semblable, et d'après la description plutôt que la figure, dont le dessin me semble mauvais, je pense qu'il pourrait être le Type de la *var. B*, de Hwass. — Lk., p. 494, possédait 2 ex. dont un de 33,75 mm. Sa coll. renferme un ex. de 32,5 ×20 et un de 26,5 ×14 mm., muni d'une étiquette Lk. — L'ex. de Kiener, p. 186, pl. 44, fig. 3, de la coll. Lamarck (?), ne se trouve pas à Genève.

156. regius Ch. (*princeps* L., *Syst. Nat.*, p. 1167, n° 297); Mart. et Chemn., vol. 10, fig. 1276; Hw. in Brug., p. 617, pl. 318, fig. 3, de 49 ×31 mm. Il ne se trouve pas dans la coll. Hwass. — Lk., p. 446, n'en possédait pas. — Kiener, p. 15, pl. 3, fig. 2 et pl. 11, fig. 4, a représenté des ex. soi-disant de Lk. et du Musée de Paris. La coll. de Lessert renferme l'ex. figuré pl. 3, fig. 2, il mesure 64 mm. et probablement aussi le spécimen pl. 11, fig. 4, de 44 mm. Ainsi que le fait remarquer Deshayes, *An. s. vert.* (2e édit.), vol. 11, p. 13 et 14 (en note), c'est le nom de *princeps* L. qui a la priorité.

157. rhododendron Couthouy, *Ann. of the Lyc. Nat. Hist.* N. Y. IV, p. 170, 1848 (= *adamsoni* Gray M. S. S. Brit. Mus. = *cingulatus* Sow., *Tankerv. Cat. App.*, p. 34). La coll. de Lessert en renferme 2 ex., un de 50 ×27 mm. figuré dans Chenu, *Man.*, fig. 1527 et 1528, et Chenu, *Leçons élément.*, 1847, pl. 12, fig. 6-6*a*; puis un second ex. de 47,5 ×28 mm., figuré par Kiener, p. 288, pl. 44, fig. 1, et par Chenu, *Man.*, en frontispice.

158. roseus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, nº 32; Lk., *An. s. vert.*, p. 458, qui renvoie à la figure de Hw. in Brug., pl. 322, fig. 7, possédait 2 ex. dont un de 30,25 mm. Sa coll. renferme un ex. de 29,5 ×21,5 mm., c'est le Type probable; un ex. de 29,5 ×24,25 mm., marqué d'une part d'un « S », et d'autre part d'un « nº 32 Cll. Lam. ». C'est probablement l'exemplaire de Hw. in Brug. auquel renvoie Lk. — Kiener, p. 22, pl. 9, fig. 3, représente un individu que nous ne possédons pas.

159. rubiginosus Hw. in Brug., p. 744, pl. 344, *var. A.*, fig. 1, de 74 ×36 mm. dans la description, et de 69 mm. pour la figure; *var. B*, fig. 2. La coll. Hwass renferme un ex. de 66 ×34 mm. qui a presque la taille de l'ex. figuré; certaines particularités de cette figure correspondent bien avec l'ex. C'est le Type probable. — La coll. Sollier contient un ex. de 58,5 ×30 mm. C'est peut-être celui que Kiener, p. 324, représente à la pl. 82, fig. 1*a*. — Lk., p. 519, possédait un ex. *var. a*, de 45 mm., et un ex. *var. b*, de 54 mm. Sa coll. ne contient que l'ex. *var. b*, il mesure 53 ×26 mm.

160. siamensis Hw. in Brug., p. 662, pl. 329, fig. 8, de 99 ×62 mm., et un ex. de 135 ×81 mm. La coll. Hwass ou Sollier (?) en contient un ex. de 102 ×62 mm. (déterminé comme *papilionaceus*). La figure, si c'est bien l'ex. en question, est assez approximative et les lignes circulaires n'existent pas sur notre spécimen poli artificiellement. Un autre ex. atteint 124 ×64 mm., mais nous ne possédons pas celui dont parle Brug., qui devait atteindre 135 ×81 mm. — Lk., p. 477, en avait un ex. de 112,5 mm.; il se retrouve dans sa coll. et mesure 110 ×55 mm. (avec étiquette Lk. et inscription Lk. également sur la coquille). — Kiener, p. 70, pl. 93, fig. 3, représente un ex. soi-disant de la coll. Lk., c'est une erreur et nous ne possédons pas cette coquille.

161. solanderi Brod. Sow., *Zool. Journ.*, t. 5, p. 50, pl. suppl. 40, fig. 4 (= *coccineus* Gmel., p. 3390, nº 46). La coll. de Lessert renferme l'ex. figuré par de Lessert, *Rec. d. Coq.*, pl. 40, fig. 11*a-b*; Chenu, *Illustr.*, pl. 2, fig. 11*a-b*, et Chenu, *Man.*, fig. 1502, il mesure 39,5 ×17,5 mm. — Kiener, p. 36, pl. 77, fig. 3-3*a*, représente un spécimen de la coll. Boivin.

162. solidus Sow., *Conch. Illus.*, fig. 76 (= *retifer* Menke ap. Tryon, vol. 6, p. 89). La collection de Lessert renferme 2 ex. de

36 ×21,5 mm. et 41 ×23 mm., mais non pas celui figuré par Kiener, p. 325, pl. 54, fig. 1, qui provient du Musée de Paris.

163. spectrum L. in Gmel., p. 3395, nº 62; Hw. in Brug., p. 728, pl. 341, fig. 9, de 50 mm. La coll. Hwass renferme un ex. de 49,5 ×25,5 mm., c'est probablement l'ex. représenté. — Lk., p. 509, possédait 2 ex. dont un de 47 mm. Sa coll. en renferme 2, un de 46 ×24 et un de 30 ×15 mm. — La coll. Teissier en contient 4 ex. de 48 ×29; 38 ×19; 28,25 ×14 et 29 ×14 mm. — Kiener, p. 262, pl. 44, fig. 5-5*a*, représente un ex. soi-disant de la coll. Lamarck., ce qui est inexact, nous ne le possédons pas.

164. sponsalis Hw. in Brug., p. 635, pl. 322, fig. 1, de 27 ×12 mm. La coll. Hwass n'en contient aucun. — Lk., p. 459, n'en possédait pas. — La coll. de Lessert en renferme 7 ex. dont un de 19,5 ×14 mm. C'est celui que figure Kiener, p. 48, pl. 14, fig. 4, il mesure 19 ×14 mm.

165. stercus muscarum L. in Gmel., p. 3385, nº 25; Hw. in Brug., p. 716, pl. 341, fig. 6, de 54 ×27 mm. L'échantillon figuré par Hwass n'a pas été retrouvé. — Lk., p. 511, possédait 3 ex. dont un de 51 mm. Sa coll. ne les renferme pas, non plus que celui de Kiener, p. 206, pl. 58, fig. 3.

166. stramineus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, nº 81; Lk., *An. s. vert.*, p. 481, décrit un ex. du Musée de Paris, il n'en possédait pas. — La coll. de Lessert renferme un ex. de 58,5 ×27 mm. — Kiener, p. 234, pl. 46, fig. 2, représente un ex. du Musée de Paris.

167. striatus L. in Gmel., p. 3398, nº 58; Hw. in Brug., p. 725, pl. 340, *var. A*, fig. 1, de 86 ×40,5 mm.; *var. B*, fig. 2, de 77,5 ×35 mm.; *var. D*, fig. 3, de 66 ×32 mm. (d'après la fig.). — La coll. Hwass renferme ce dernier ex. qui mesure 66 ×32 mm. — Lk., p. 506, possédait 3 ex. dont un de 92 mm. Sa coll. en renferme un de 80,5 ×69 mm. Parmi nos nombreux ex., je n'ai pu retrouver ceux que Kiener représente, p. 280, pl. 47, fig. 1-1*a*.

168. strigatus Hw. in Brug., p. 735, pl. 342, fig. 1, de 40,5 ×13,5 mm. Le Type ne se trouve pas à Genève. — Lk., p. 514, n'en possédait pas, il renvoie au Musée de Paris. Quant à Kiener, p. 295, pl. 41, fig. 2, il figure par erreur, sous ce nom, un *C. australis* Ch. — Tryon, vol. 6, p. 73, considère l'espèce comme douteuse.

169. sulcatus Hw. in Brug. (= *asper* Lk., p. 461 = *costatus* Ch.), p. 618, pl. 321, fig. 6, de 27-29 ×11 mm. Le type ne se trouve pas à Genève. — Lk., p. 451, n'en possédait pas. — Kiener, p. 31, pl. 6, fig. 2, en représente un ex. de 60 mm. Parmi les 10 ex. de la coll. de Lessert, déterminés comme *sulcatus* Brug., *asper* Lk. ou *costatus* Ch., il s'en trouve un de 56 ×32 mm. qui pourrait bien être l'original, alors même qu'il devrait provenir du Muséum de Paris. Les dimensions données par Brug. et Lk. ne correspondent guère à celles de nos ex. qui varient entre 62 et 48 mm.; pas plus qu'avec celles données par Reeve, nº 99 (72 mm.) et Tryon (67 mm.).

170. sumatrensis Hw. in Brug., p. 655, pl. 327, fig. 8, de 70 ×42 mm. La coll. de Lessert renferme un ex. de 70 ×44 mm., mais il n'est pas marqué d'un « S » et il ne correspond que médiocrement à la figure de Hwass. Il est donc incertain que ce soit le Type. — Lk., p. 472, possédait un ex. de 85 mm. Sa coll. renferme un ex. de 85 ×53 mm. Ce n'est pas celui que figure Kiener, p. 80, pl. 36, fig. 3, comme provenant de la coll. Lamarck.

171. suratensis Hw. in Brug., p. 669, pl. 329, fig. 4, de 51 ×30,5 mm. Dans la coll. Lamarck un ex. de 51 ×31,5 mm. a exactement les dimensions indiquées par Brug. pour son Type. En outre, les détails d'ornementation de la spire sont semblables, aussi je suppose que l'inscription « Cll. Lam. » sur cette coquille est le fait d'une erreur; d'autant plus que Lk., p. 478, dit n'avoir possédé qu'un ex. de 47,75 mm. Je ne l'ai pas retrouvé. — Kiener, p. 75, représente pl. 37, fig. 4, un ex. de 70 mm. C'est un de ceux qui se trouve dans la coll. de Lessert, il mesure 76 ×52,5 mm. C'est par erreur qu'il est censé provenir de Lk.

172. taeniatus Hw. in Brug., p. 628, pl. 319, fig. 5, de 45 ×29,25 mm. La coll. Hwass renferme probablement l'ex. Type, il mesure 42,5 ×28 mm. La différence de ces deux dimensions provient vraisemblablement du raccourcissement de la spire dû au polissage artificiel du test et de l'apex de la spire; la description correspond fort bien, la figure est moins exacte. — Lk., p. 456, possédait un ex. de 25,25 mm. Sa coll. en renferme un de 26 ×17 mm. — Kiener, p. 164, a figuré pl. 8, fig. 4, un ex. qui correspond comme taille, et à peu près comme figuration à l'ex. de Hwass.

173. tahitensis Hw. in Brug., p. 713, pl. 336, fig. 9, de 33,75 ×22,5 mm. La coll. Hwass n'en contient point, et Lk., p. 502, n'en possédait pas. L'indication de Kiener, p. 187, pl. 66, fig. 4, est donc fausse. Je n'ai pas retrouvé son ex. original parmi les 10 spécimens de la coll. de Lessert. Tryon et Tomlin mettent cette espèce en synonymie du *C. rattus* Hw. in Brug.

174. tendineus Hw in Brug., p. 733, pl. 342, fig. 6, de 74,5 ×25 mm. J'ai trouvé un ex. de 76 ×28 mm. marqué « Cll. Lam. », il est dépourvu d'un « S », tout au moins visible. La taille exceptionnellement grande de cet ex., presque semblable à celle donnée par Hw., ainsi que la très grande ressemblance avec la figure du Type, me font penser qu'il s'agit bien de l'ex. de Hwass. Il est représenté aussi par Kiener, p. 304, pl. 80, fig. 2. Un second ex. de 47,5 ×19 mm., provenant de la coll. Sollier, est figuré par Kiener, pl. 80, fig. 2*a*. — Lk., p. 512, possédait 3 ex. dont un de 41 mm. Sa coll. ne renferme, outre le type présumé de Hwass, qu'un ex. de 32,5 ×15 mm. Il était désigné comme *C. glans*.

175. terebra Born (= *terebellum* Gmel., p. 3390), Hw. in Brug., p. 721, pl. 339, *var. A*, fig. 1, de 49,5 ×22,5 mm.; *var. B*, fig. 1, de 25,5 ×22,5 mm. La coll. Hwass renferme l'ex. figuré, il en a exactement les dimensions. — Lk., p. 507, en possédait 3 ex. dont un de 59 mm. Sa coll. en contient un de 60 ×22 mm. — Kiener, p. 298, pl. 34, fig. 2, a représenté un ex. de la coll. Lamarck (?) de 64 mm.; nous ne le possédons pas.

176. terminus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, nº 141; Lk., *An. s. vert.*, p. 505, renvoie au Musée de Paris pour un ex. de 81 mm. — — Kiener, p. 282, pl. 48, fig. 1*d*, représente un ex. de la coll. Lamarck (?), c'est une erreur; il considère cette forme comme une variété du *gubernator*. Nous n'en possédons pas, mais, parmi les individus provenant de la coll. de Lessert, 2 ex., de 74 ×31 et 84,5 ×33 mm. semblent, par leur forme cylindrique, être plutôt des *terminus* que des *gubernator* typiques.

177. tessulatus Born., *Mus. Cesar. Vindob.* (édit. 1778), p. 131, non figuré = *tessellatus* Hw. in Brug., p. 641, pl. 326, fig. 7 et 9, de 54 ×32,75 mm. La coll. Hwass renferme un échantillon de 50 ×32,5 mm. (de mêmes dimensions que la fig. 7). La figuration, un peu différente, rend la similitude incertaine. — Lk., p. 464, en

possédait 7 ex. dont un de 59 mm. Sa coll. en contient 3 de 55,5 ×31; 53 ×32; 48 ×28 mm. — Nous ne possédons pas l'ex. de Lk. (?) figuré par KIENER, p. 68, pl. 17, fig. 1.

178. testudinarius Hw. in Brug., p. 694, pl. 335, *var. A*, fig. 6, de 76 ×40,25 mm.; *var. B*, fig. 5. La coll. Hwass contient l'ex. Type figuré de la *var. A*, il mesure 74,5 ×41 mm., c'est aussi celui qui est représenté par KIENER, p. 177, pl. 57, fig. 1. Un second ex. est le Type de la *var. B*, il mesure 64 ×38 mm., or cet ex. se trouve être également, d'après l'indication de LK., le Type de la *var. D*, du *C. leoninus* Hw. ainsi que l'a déjà remarqué BORY DE SAINT-VINCENT dans l'explication des planches de l'*Encyclopédie*, vol. 1, Vers, p. 161. — LK., p. 490, possédait 6 ex. de la *var. a*, dont un de 59,5 mm., et 2 de la *var. b*, dont un de 65 mm. Sa coll. renferme 6 ex. de 56 ×37; 63 ×33 *(var. b)*; 56 ×23 *(var. b)*; 58 ×34; 53 ×30 et 44 ×28 mm. *(var. a)*; enfin 2 ex. de 48,5 ×28 et 50 ×27 mm. qui sont probablement de LK., mais qui se trouvaient dans la coll. Teissier. La coll. de Lessert renferme, entre autres, un ex. de 57 ×31 mm. figuré par KIENER, pl. 57, fig. 1*a*.

179. textile L. in Gmel., p. 3395; Hw. in BRUG., p. 751, *var. A*, pl. 344, fig. 5, de 110 ×49 mm., il se trouve dans la coll. Hwass et mesure 110 ×48 mm.; *var. B*, pl. 345, fig. 7, de 101 ×49 mm., se retrouve dans la coll. Hwass et mesure 100 ×48,5 mm.; *var. C*, pl. 346, fig. 6 (*var. h* de LK.), de 67 ×40 mm.; *var. D*, pl. 347, fig. 3 (*var. b* de LK.), de 59 ×33 mm., est présent dans la coll. Hwass, il mesure 59 ×34 mm.; *var. E*, pl. 346, fig. 5 (*var. d* de LK.), de 85 ×51 mm.; *var. F*, pl. 346, fig. 2 (*var. e* de LK.), se trouve dans la coll. Hwass et mesure 68 ×35 mm.; *var. H*, pl. 347, fig. 4 (*var. f* de LK.), de 74 ×40 mm.; *var. L*, pl. 347, fig. 2 (*var. g* de LK.), de 63 ×29,25 mm., se trouve dans la coll. Hwass et mesure 63 ×28 mm.; *var. M*, pl. 347, fig. 5 (*pyramidalis* Lk.), de 54 ×18 mm.; *var. G*, pl. 347, fig. 1 (*panniculus* Lk.), de 51 ×29 mm., le Type probable, se trouve dans la coll. Hwass sous le nom de *panniculus*, il mesure 51,5 ×27,5 mm.; *var. I*, non figuré, de 58 ×29,25 mm.; *var. K*, non figuré, de 47 ×23 mm. — LK., p. 523, possédait 4 ex. *var. a*, dont un de 103 mm.; deux ex. *var. b*, dont un de 74 mm.; deux ex. *var. k* et deux ex. *var. l*. Sa coll. renferme 3 ex. *var. b* (avec étiquette LK.), de 58 ×28; 29 ×15 et 76 ×35 mm.; deux ex. *var. b*, de 51,5 ×27 et 39 ×21 mm.; deux ex. *var. k*, de 50 ×24 et 49 ×22 mm.

Parmi les très nombreux ex. de la coll. de Lessert s'en trouve un de 49 ×26 mm., c'est probablement l'ex. figuré par Kiener, p. 328, pl. 102, fig. 4. — La coll. Teissier renferme un ex. de 54 ×33 mm. déterminé comme *archiepiscopus* Brug.

180. timorensis Hw. in Brug., p. 731, pl. 341, fig. 3, de 40,5 ×18 mm. La coll. Hwass renferme le Type, il ne mesure que 39 ×18 mm. — Lk., p. 511, possédait 3 ex. dont un de 41 mm. Sa coll. en contient un de 40,5 ×17 mm. Nous ne possédons pas l'ex. figuré par Kiener, p. 207, pl. 75, fig. 4.

181. tinianus Hw. in Brug., p. 713, pl. 338, fig. 2, de 49 ×29 mm. La coll. Hwass renferme le Type de 50 ×27,5 mm. C'est également l'ex. figuré par Kiener, p. 202, pl. 61, fig. 1. — Lk., p. 502, n'en possédait pas. — La coll. Teissier renferme un ex. de 41,5 ×19 mm.

182. tulipa L. in Gmel., p. 3395; Hw. in Brug., p. 625, pl. 322, fig. 11, de 67 ×32,5 mm. La coll. Hwass n'en renferme pas. — Lk., p. 454, en possédait 3 ex. dont un de 65 ×25 mm. Je ne l'ai pas retrouvé parmi les ex. des coll. Sollier et de Lessert, pas plus que les ex. figurés par Kiener, p. 346, pl. 12, fig. 2-2*a*.

183. varius L., *Syst. nat.*, p. 1170, nº 312; Hw. in Brug., p. 624, pl. 321, *var. A*, fig. 3, de 40,5 ×18 mm.; *var. B*, fig. 4. La coll. Hwass renferme un ex. de 40,5 ×18 mm. qui correspond exactement à la taille et à la description, par contre la disposition des taches est un peu différente. C'est probablement cet ex. qui est figuré par Kiener, p. 20, pl. 7, fig. 3*a*; en outre, un ex. de la coll. de Lessert, de 55 ×27 mm., est probablement celui de Kiener, pl. 7, fig. 3, il correspond également bien avec le *C. archon* Brod., sauf par la spire. — Lk., p. 454, possédait 2 ex. dont un de 35 mm. Ils ne se retrouvent pas à Genève.

184. venulatus Hw. in Brug., p. 695, pl. 337, fig. 9, de 45 ×23,5 mm. La coll. Hwass renferme le Type figuré, il mesure 43,5 ×23,5 mm. — Lk., p. 491, possédait un ex. de 31,5 mm., il se trouve dans sa coll. et mesure 30 ×20 mm. C'est probablement celui que figure Kiener, p. 182, pl. 69, fig. 1. — La coll. Teissier contient 2 ex. de 38 ×23,5 et 31,5 ×23 mm., déterminés *venulatus;* en réalité ce sont probablement des *nivosus* Lk.

185. vermiculatus Lk., *An. s. vert*, p. 451 (= *hebraeus var. E*, Hw. in Brug., p. 619, pl. 321, fig. 1 et 8) possédait deux ex. dont un de 35 mm. Sa coll. renferme un ex. de 34,5 ×26 mm. et un de 22,5 ×13,5 mm., dont le premier est probablement le Type. Il est figuré dans Chenu, *Man.*, fig. 1457. La coll. Hwass renferme 2 ex., dont un de 27 ×18 mm. est probablement l'original de l'*Encycl.*, pl. 321, fig. 7; et un ex. de 28 ×18,5 mm. L'ex. figuré par Kiener, pl. 8, fig. 3, n'est pas à Genève.

186. verrucosus Hw. in Brug., p. 708, pl. 333, fig. 4, de 22 ×11 mm. Les ex. marqués d'un « S » ne correspondent ni pour les dimensions ni pour l'ornementation avec la fig. de Hwass. Un de ces ex., de 26,5 ×13,5 mm., est figuré par Kiener, p. 55, pl. 66, fig. 6. Il était accompagné d'une étiquette Lk.; c'est probablement une erreur, car la dimension ne concorde pas avec l'ex. de Lk. Un autre ex., déterminé *verrucosus* Brug., mesurant 27 ×14 mm., montre une spire cerclée concentriquement, contrairement à l'ex. de Hwass. C'est probablement une variété blanche du *portoricanus* Hw. in Brug. — Lk., p. 498, possédait 3 ex. dont un de 23,5 mm. Sa coll. ne renferme que l'ex., accompagné d'une étiquette Lk., cité plus haut. — Kiener, pl. 66, fig. 6*a*, représente, agrandi, un ex. de la coll. de Lessert de 19 ×10 mm.

187. verulosus Hw. in Brug., p. 719, pl. 341, fig. 7, de 45 ×20,5 mm. Le Type de Hwass n'a pas été retrouvé à Genève. La coll. Sollier renferme un ex. de 53,5 ×24 mm. figuré par Kiener, p. 301, pl. 69, fig. 5, il est censé faire partie de la coll. Lamarck. — Lk., p. 508, possédait un ex. de 28 mm. Sa collection en renferme un de 27 ×12 mm. — Bruguière tente de réfuter l'opinion de Favanne qui pense que cette espèce n'est qu'une forme albine du *C. granulatus* L. Je crois cependant que c'est ce dernier qui a raison.

188. vexillum Chemn. in Martini, *Conch. Cab.*, vol. 2, pl. 57, fig. 629 (in Lk., p. 269, err.); Hw. in Brug., p. 693, pl. 336, fig. 8, de 90 à 117 ×51 à 67 mm. La coll. Hwass renferme l'ex. figuré qui mesure 117 ×63 mm. — Lk., p. 471, possédait 3 ex. dont un de 92 mm. Sa coll. en renferme 2 de 92 ×35 et 80 ×49,5 mm. — Kiener, p. 79, pl. 34, fig. 1, représente un ex. de Lk. (?) que nous ne possédons pas.

189. vicarius Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, nº 85; Lk., *An. s. vert.*, p. 482, renvoie au Musée de Paris ainsi que Kiener, p. 136, pl. 37, fig. 3. Il considère cette espèce comme une forme du *C. amiralis* L. Le *C. vicarius* manque complètement à Genève.

190. virgo L. in Gmel., p. 3376, nº 5; Hw. in Brug., p. 650, pl. 326, fig. 5, de 108 mm. La coll. de Lessert renferme un ex. non marqué d'un « S. », de la dimension exacte donnée par Brug. Cependant, la figure montre une spire sensiblement plus conique; il n'est donc pas certain qu'il s'agisse de l'ex. de Hw. Un ex. de la coll. Sollier mesure 74 ×42 mm. — Lk., p. 468, possédait 4 ex., dont un de 112 mm. Sa coll. renferme 3 ex. probablement faussement déterminés et n'ayant rien à faire avec le *C. virgo.* Il s'agit plutôt de deux *C. quercinus juv.* de 46 ×29 et 43 ×26,5 mm. et d'un *C. pastinaca* de 31 ×16 mm. — Kiener, p. 95, pl. 36, fig. 1, représente de la coll. Lamarck (?) un ex. que nous ne possédons pas. — La coll. Teissier contient un ex. de 66 ×32,5 mm.

191. viridulus Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, nº 9; Lk., *An. s. vert.*, p. 446, possédait 2 ex. dont un de 67 ×25 mm. Il renvoie pour la figuration à Hw. in Brug., pl. 319, fig. 3 (*fuscatus* Brug., p. 616, *var. B*, Brug. non Lk.; de dimensions non indiquées) que nous ne possédons pas. La coll. Lamarck renferme un ex. de 65 ×35,5 mm., c'est le Type, il est figuré par Kiener, p. 12, pl. 7, fig. 1, qui le considère comme une *var.* du *C. imperialis.*

192. vittatus Hw. in Brug., p. 704, pl. 335, fig. 3, de 38 ×22 mm. La coll. de Lessert renferme deux ex.: un de 38 ×22 mm., il correspond exactement par sa taille au Type figuré de Hwass; l'autre a 37,25 ×25 mm. Sa description correspond bien avec les coquilles, cependant il est difficile de dire s'il s'agit bien de l'ex. de Hwass, dont la figure est mauvaise. — Lk., p. 470, n'en possédait pas. — Kiener, p. 110, pl. 63, fig. 5, représente un ex. du Muséum de Paris.

193. vitulinus Hw. in Brug., p. 648, pl. 326, fig. 3, de 49,5 ×29,25 mm. Un ex. de la coll. Sollier ou Hwass possède exactement ces dimensions, par contre les détails d'ornementation diffèrent un peu. C'est un Type incertain. — Lk., p. 467, possédait 2 ex., dont un de 47,5 mm. Sa coll. en renferme un de 46,75 ×26 mm. — Nous ne possédons pas l'ex. figuré par Kiener, p. 106, pl. 22,

fig. 1, qui devait provenir de la Coll. Lamarck, mais dont la taille serait de 58 mm.

194. vulpinus Hw. in Brug. (*planorbis* Born, *Mus. Cesar.*, p. 164, pl. 7, fig. 13), p. 648, pl. 326, *var. A*, fig. 6, de 54 ×27 mm.; *var. B*, fig. 8; *var. c* (in Lk.,), fig. 4. — La coll. Hwass renferme le Type *var. A*, de 50,5 ×25 mm.; le Type *var. B*, de 41 ×20,5 mm., figuré également par Kiener, p. 105, pl. 27, fig. 1*a*, mais agrandie et et l'ex. *var. c* (de Lk.) de 51,5 ×27,5 mm. (pour ce spécimen, l'ornementation, quoique reconnaissable, n'est pas fidèlement rendue). — Lk., p. 467, en possédait 4 ex. dont un de 54 mm. Sa coll. en contient un de 53,5 ×28,5 mm., avec étiquette Lk., c'est probablement l'ex. figuré de Kiener, pl. 27, fig. 1. — La coll. Teissier renferme 3 ex. de 43 ×25; 38 ×18; 44 ×22 mm., ce dernier de la *var. B (granulosa)*.

195. zebra Lk., *Ann. Mus. Paris*, 1810, nº 82; Lk., *An. s. vert*, p. 481, renvoie à la coll. du Musée de Paris, ainsi que Kiener (p. 171, pl. 76, fig. 2). — La coll. Teissier renferme 2 ex. de 25 ×13 et 33 ×17 mm. provenant d'Amérique (?) alors que Lk. donne avec doute l'océan Indien comme patrie.

196. zonatus Hw. in Brug., p. 613, pl. 318, fig. 4, de 56,5 ×31,5 mm. La coll. Hwass ne renferme pas le Type, celle de Sollier contient un ex. de 70 ×42 mm. figuré par Chenu, *Illustr.*, pl. 1, fig. 13. — Lk., p. 445, possédait un ex. de 33,75 mm. Mais sa coll. n'en renferme qu'un ex. de 50 ×28,5 mm., ce qui laisse supposer qu'en réalité il n'en fait pas partie. C'est cet ex. qui est figuré par Chenu, *Illustr.*, pl. 1, fig. 13*a*. Nous ne possédons pas l'ex. représenté par Kiener, p. 14, pl. 3, fig. 5.

INDEX ALPHABÉTIQUE

Numéros courants		Lk., *An. s. vert.*, vol. 7, 2e part.		Pages du présent catalogue
		Numéros	Pages	
49	*C. distans* Hw. in Brug.	35	459	178
50	*dux* Hw. in Brug.	155	512	178
51	*eburneus* Hw. in Brug.	47	463	179
52	*episcopus* Hw. in Brug.	175	522	179
53	*eques* Hw. in Brug.	117	496	179
54	*exiguus* Lk.	43	461	180
55	*figulinus* L.	89	484	180
56	*flammeus* Lk,	100	490	180
57	*flavidus* Lk.	57	468	180
58	*franciscanus* Hw. in Brug.	109	493	181
59	*fulgurans* Hw. in Brug.	96	488	181
60	*fumigatus* Hw. in Brug.	116	496	181
61	*fuscatus* Born	8	446	181
62	*fusiformis* Lk.	129	501	182
63	*fustigatus* Hw. in Brug.	20	453	182
64	*gabriellii* Chenu	—	—	182
65	*generalis* L.	49	464	183
66	*genuanus* L.	70	475	183
67	*geographus* L.	24	455	183
68	*glans* Hw. in Brug.	160	514	183
69	*glaucus* L.	74	478	184
70	*gloria-maris* Chem.	180	526	184
71	*granulatus* L.	144	507	185
72	*gubernator* Hw. in Brug.	143	506	185
73	*guinaicus* Hw. in Brug.	108	493	185
74	*hebraeus* L.	16	451	186
75	*hyaena* Hw. in Brug.	67	472	186
76	*imperialis* L.	7	445	186
77	*informis* Hw. in Brug.	110	493	186
78	*jamaicensis* Hw. in Brug.	112	494	187
79	*janus* Hw. in Brug.	99	489	187
80	*japonicus* Hw. in Brug.	123	499	187
81	*lacteus* Lk.	83	481	187
82	*lamarcki* Kiener	—	—	188
83	*lamellosus* Hw. in Brug.	41	460	188
84	*legatus* Lk.	177	523	188
85	*leoninus* Hw. in Brug.	92	486	188
86	*lineatus* Chem.	52	466	188
87	*lithoglyphus* Hw. in Brug.	101	490	188
88	*literatus* L.	46	462	189
89	*lividus* Hw. in Brug.	30	457	189
90	*luzonicus* Hw. in Brug.	118	497	189
91	*madurensis* Hw. in Brug.	126	500	189
92	*magdalenae* Chen.	—	—	189
93	*magellanicus* Hw. in Brug.	34	458	190
94	*magus* L.	148	509	190
95	*malacanus* Hw. in Brug.	51	465	190
96	*maldivus* Hw. in Brug.	50	465	190
97	*marmoreus* L.	1	442	191
98	*mauritianus* Hw. in Brug.	115	495	191
99	*mediterraneus* Hw. in Brug.	113	494	191
100	*melancholicus* Lk.	158	513	191

Numéros courants		Lk., *An. s. vert.*, vol. 7, 2e part.		Pages du présent catalogue
		Numéros	Pages	
101	*C. mercator* L.	86	482	191
102	*miles* L.	68	473	192
103	*miliaris* Hw. in Brug.	28	456	192
104	*millepunctatus* Lk.	45	461	192
105	*mindanus* Hw. in Brug.	122	498	192
106	*minimus* L.	14	450	193
107	*mitratus* Hw. in Brug.	161	514	193
108	*monachus* L.	76	478	193
109	*monile* Hw. in Brug.	53	466	194
110	*monilifer* Brod.	—	—	194
111	*mozambicus* Hw. in Brug.	107	492	194
112	*mus* Hw. in Brug.	29	457	194
113	*muscosus* Lk.	105	492	194
114	*musicus* Hw. in Brug.	27	456	194
115	*mustelinus* Hw. in Brug.	64	471	195
116	*narcissus* Lk.	106	492	195
117	*nebulosus* Sol.	13	449	195
118	*nemocanus* Hw. in Brug.	127	500	195
119	*nicobaricus* Hw. in Brug.	4	444	195
120	*nimbosus* Hw. in Brug.	154	512	195
121	*nivosus* Lk.	95	488	196
122	*nobilis* L.	139	504	196
123	*nocturnus* Hw. in Brug.	3	443	196
124	*nussatella* L.	162	515	197
125	*obesus* Hw. in Brug.	21	453	197
126	*ochraceus* Lk.	87	483	197
127	*omaicus* Hw. in Brug.	138	503	197
128	*omaria* Hw. in Brug.	168	518	198
129	*pagodus* Chen. (voir *cancellatus* Hw. in Brug.)	—	—	198
130	*panniculus* Lk.	172	520	198
131	*papilionaceus* Hw. in Brug.	121	476	198
132	*pastinaca* Lk.	60	469	198
133	*pennaceus* Born	170	519	199
134	*pertusus* Hw. in Brug.	94	487	199
135	*pontificalis* Lk.	36	459	199
136	*portoricanus* Hw. in Brug.	135	502	199
137	*praefectus* Hw. in Brug.	157	513	200
138	*praelatus* Hw. in Brug.	171	520	200
139	*prometheus* Hw. in Brug.	73	477	200
140	*proteus* Hw. in Brug.	91	486	200
141	*pulchellus* Swains. (édit. Desh., vol. 11)	196	136	201
142	*pulicarius* Hw. in Brug.	19	453	201
143	*punctatus* Hw. in Brug.	25	455	201
144	*puncticulatus* Hw. in Brug.	114	495	201
145	*puncturatus* Hw. in Brug.	39	460	201
146	*purpurascens* Brod. (édit. Desh., vol. 11)	—	134	202
147	*pusillus* Lk.	42	461	202
148	*pusio* Hw. in Brug.	124	499	202
149	*pyramidalis* Lk.	179	525	203

Numéros courants		Lk., *An. s. vert.*, vol. 7, 2e part.		Pages du présent catalogue
		Numéros	Pages	
150	*C. quercinus* Hw. in Brug.	90	485	203
151	*questor* Lk.	104	491	203
152	*radiatus* Gmel (édit. Desh., vol. 11)	—	154	203
153	*ranunculus* Hw. in Brug.	77	479	203
154	*raphanus* Hw. in Brug.	147	508	204
155	*rattus* Hw. in Brug.	111	494	204
156	*regius* Chem.	10	446	204
157	*rhododendron* Couthouy (= *adamsonii* Gray = *cingulatus* Sow.)	—	—	204
158	*roseus* Lk.	32	458	205
159	*rubiginosus* Hw. in Brug.	169	519	205
160	*siamensis* Hw. in Brug.	72	477	205
161	*solanderi* Brod.-Sow. (= *coccineus* Gmel.)	—	—	205
162	*solidus* Sow. (= *retifer* Menke ?)	—	—	205
163	*spectrum* L.	149	509	206
164	*sponsalis* Hw. in Brug.	38	459	206
165	*stercus muscarum* L.	152	511	206
166	*stramineus* Lk.	81	481	206
167	*striatus* L.	142	506	206
168	*strigatus* Hw. in Brug.	159	514	206
169	*sulcatus* Hw. in Brug. (= *asper* Lk. = *costatus* Ch.)	15	451	207
170	*sumatrensis* Hw. in Brug.	66	472	207
171	*suratensis* Hw. in Brug.	75	478	207
172	*taeniatus* Hw. in Brug.	26	456	207
173	*tahitensis* Hw. in Brug.	132	502	208
174	*tendineus* Hw. in Brug.	156	512	208
175	*terebra* Born	145	507	208
176	*terminus* Lk.	141	505	208
177	*tessulatus* Born (= *tessellatus* Hw. in Brug.)	48	464	208
178	*testudinarius* Hw. in Brug.	102	490	209
179	*textile* L.	178	523	209
180	*timorensis* Hw. in Brug.	153	511	210
181	*tinianus* Hw. in Brug.	134	502	210
182	*tulipa* L.	23	454	210
183	*varius* L.	22	454	210
184	*venulatus* Hw. in Brug.	103	491	210
185	*vermiculatus* Lk.	17	451	211
186	*verrucosus* Hw. in Brug.	120	498	211
187	*verulosus* Hw. in Brug.	146	508	211
188	*vexillum* Chem.	65	471	211
189	*vicarius* Lk.	85	482	212
190	*virgo* L.	58	468	212
191	*viridulus* Lk.	9	446	212
192	*vittatus* Hw. in Brug.	63	470	212
193	*vitulinus* Hw. in Brug.	55	467	212
194	*vulpinus* Hw. in Brug.	56	467	213
195	*zebra* Lk.	82	481	213
196	*zonatus* Hw. in Brug.	6	445	213

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 54, Nos 6 à 18. — Mai 1947

Communications faites a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Neuchâtel les 22 et 23 mars 1947

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Neuchâtel, den 22 und 23 März 1947

No 6. **Marcel Avel**, Bordeaux. — Les facteurs de la régénération chez les Annélides [1]. Avec 3 figures dans le texte.

Mes chers collègues,

Lorsque mon ami le professeur J.-G. Baer m'a confié la charge de faire la conférence traditionnelle à l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, j'ai été sensible, laissez-moi le confesser, non seulement à l'honneur qui m'était fait, mais aux douceurs d'une amitié déjà ancienne, et qui m'a toujours été précieuse. J'éprouve aussi une joie très vive d'être accueilli par une nation fière et profondément humaine, que son amour de la liberté et la générosité de ses sentiments rendent chère à tous les Français. Mais tout honneur a ses périls, et au moment de prendre la parole devant une Assemblée où se trouvent réunies toutes les tendances de la Zoologie moderne, où j'aperçois les auteurs éminents de tant de travaux classiques, je me demande si votre bienveillance n'a pas trop présumé de mes forces.

J'avais d'abord l'intention de vous soumettre l'esquisse d'une mise au point sur les facteurs de la régénération chez les Annélides en général, mais les difficultés de réunir toute la bibliographie récente ne m'ont pas permis de réaliser actuellement ce projet. Je me suis alors résigné à vous présenter surtout les réflexions personnelles auxquelles m'a conduit l'étude que je poursuis depuis longtemps, mais que les circonstances ont plusieurs fois suspendue, sur les facteurs de la régénération de la tête chez les Lombriciens.

L'étude de la régénération tire son principal intérêt des possibilités qu'elle offre d'étudier la morphogénèse dans des conditions

[1] Résumé de la conférence prononcée le samedi 22 mars 1947 lors de l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse à Neuchâtel.

différentes de celles du développement embryonnaire. Comme, très souvent, la régénération aboutit à reconstituer des organes à peu près identiques à ceux qui avaient pris naissance chez l'embryon, il est important de comparer les voies suivies dans les deux cas, et de s'efforcer ainsi de parvenir à des conceptions vraiment générales sur les facteurs de la morphogénèse.

L'analyse expérimentale de la régénération de la tête chez les Lombriciens m'a permis dans trois domaines des rapprochements intéressants avec certains résultats de l'embryologie expérimentale.

I. Rôle de la chaîne nerveuse ancienne dans la régénération.

Une série de travaux, depuis les expériences classiques de T.-H. Morgan (1902), semblaient démontrer que la tête ne se régénérait, chez les Annélides, que là où la chaîne nerveuse affleurait au niveau d'une blessure. Mais d'un autre côté Goldfarb (1909), puis Siegmund (1928) avaient obtenu la régénération céphalique après arrachement de la chaîne nerveuse ancienne, et avant qu'elle ne se fût reconstituée. J'ai repris la question en 1929 avec des techniques différentes, afin d'éliminer certaines causes d'erreur.

Régénération en l'absence de chaîne nerveuse. — J'ai répété l'expérience de Golfarb en la modifiant comme l'indique la figure 1. On voit qu'on peut, par un artifice simple, empêcher la régénération de la chaîne nerveuse ancienne et obtenir, par décapitation, une surface d'amputation dépourvue de chaîne nerveuse ancienne d'une manière certaine. Cette suppression est presque toujours définitive, comme le montrent les vérifications physiologiques (absence d'irritabilité) et histologiques. Dans ces conditions, sur cinquante-cinq *Eisenia foetida* opérés et guéris, treize ont régénéré une tête. Le régénérat peut être organiquement complet (segmentation correcte, un prostomium, bouche ouverte, pharynx typique, ébauche nerveuse pouvant comprendre cerveau, collier périœsophagien et ganglion sous-œsophagien). Cependant, la régénération est beaucoup plus lente que chez les témoins, même dans les cas les plus favorables, et la différenciation des organes est le plus souvent incomplète, surtout pour l'ébauche nerveuse (qui

n'est pas encore fonctionnelle au bout de deux mois, alors qu'elle est achevée en un mois chez les témoins).

Sans entrer dans une discussion de détail, nous pouvons donc considérer comme établi que la tête des Lombriciens peut se régénérer d'une manière organiquement correcte en l'absence certaine de la chaîne nerveuse ancienne. Mais la régénération est alors toujours ralentie, et elle est souvent déficiente, ou même nulle (Avel, 1932, 1; 1937).

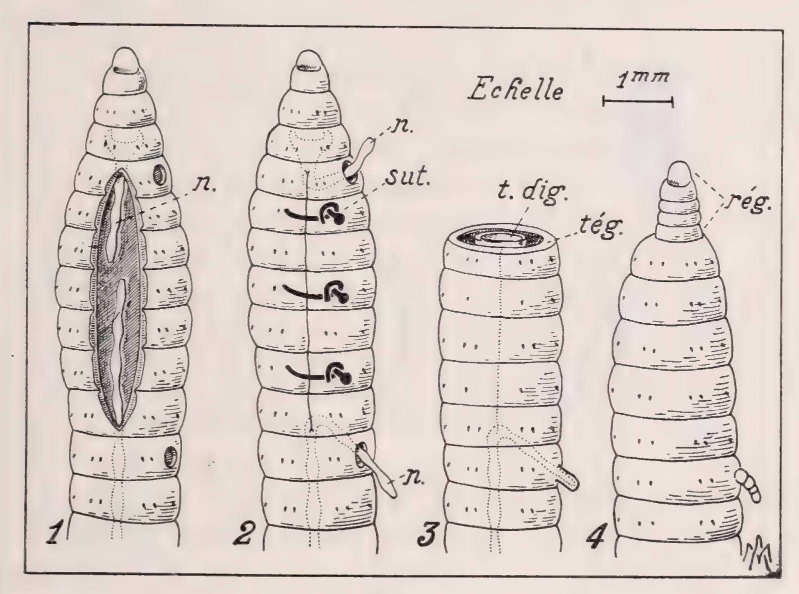


Fig. 1.

Expérience démontrant que la tête des Lombrics peut se régénérer en l'absence de la chaîne nerveuse.

1, 2, première opération. 3, amputation après guérison. 4, résultat. — *n*, chaîne nerveuse; *rég.*, régénérat; *sut*, point de suture; *t. dig.*, tube digestif; *tég.*, tégument.

L'expérience précédente ne démontre pas la possibilité d'une régénération en l'absence de tout élément nerveux. L'opération laisse en place, en effet, les plexus de la paroi du corps et du tube digestif, dont l'existence est bien établie.

Si la chaîne nerveuse ancienne n'est pas indispensable en principe, il est clair qu'elle a au moins un rôle favorisant. Dans le dessein de préciser ce rôle, j'ai effectué plusieurs types d'expériences différentes de celles de Morgan (Avel, 1930).

Déviation de la chaîne nerveuse. — Les expériences les plus étendues et les plus démonstratives sur le rôle de la chaîne nerveuse ancienne ont consisté à dévier cet organe dans une blessure

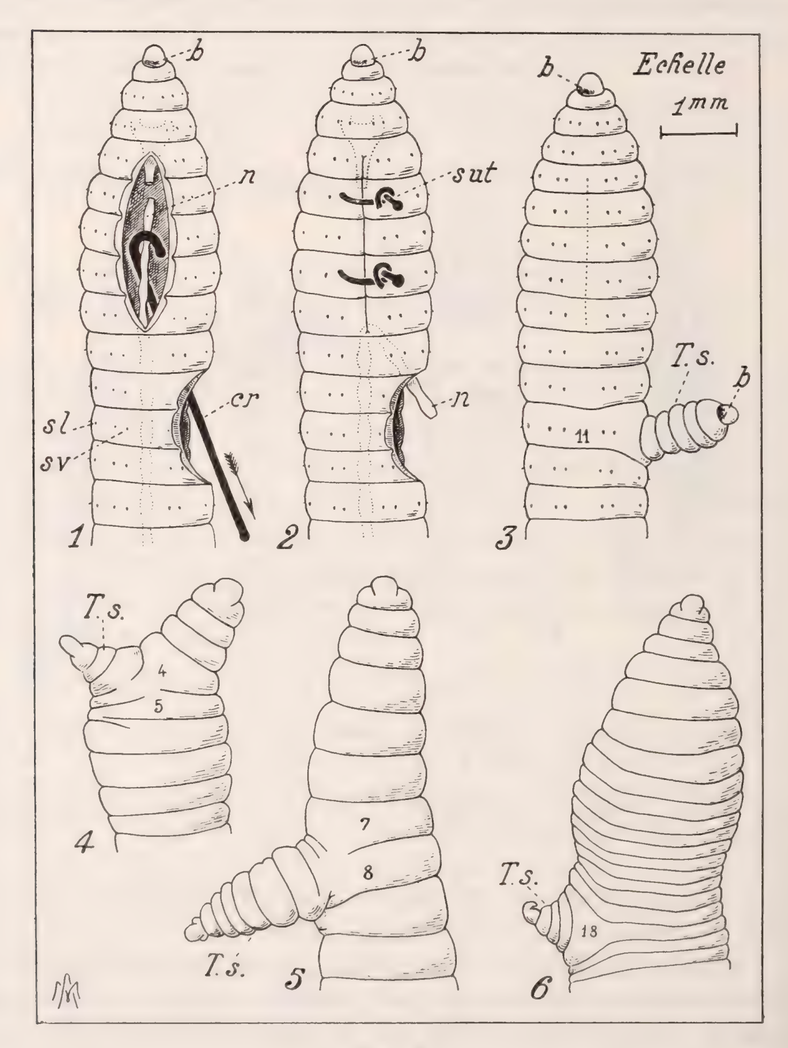


Fig. 2.

Expériences de déviation de la chaîne nerveuse.

1, 2, les deux temps de l'opération. 3, 4, 5, 6, exemples de résultats. — *b*, bouche; *cr*, cochet en fil d'argent; *n*, chaîne nerveuse; *sl*, soies latérales; *sv*, soies ventrales; *sut*, point de suture; *T. s.*, tête surnuméraire. — Les chiffres portés sur les Lombrics indiquent les numéros des segments. — (1, 2, 3, face ventrale; 4, 5, 6, face dorsale).

ouverte latéralement dans la paroi du corps. La figure 2 schématise les deux temps de l'opération, et quelques-uns des résultats qu'elle a fournis chez *Eisenia foetida*. On voit que le simple fait de dévier une extrémité sectionnée de la chaîne nerveuse ancienne, et elle seule, dans une blessure, provoque la poussée d'une tête surnuméraire. Cette tête néoformée est souvent petite, mais, surtout à des niveaux assez antérieurs, elle peut atteindre une taille comparable à celle de la tête normale. Elle est bien segmentée, souvent pourvue d'un prostomium et d'une cavité buccale, et toujours très sensible et très mobile. L'anatomie interne est variable. Si le tube digestif ancien a été lésé en même temps que le tégument, le régénérat est anatomiquement complet.

La poussée d'une tête surnuméraire est bien la conséquence d'une action élective de la chaîne nerveuse ancienne. En effet, une blessure ouverte dans la paroi du corps comme dans l'expérience précédente, mais où l'on ne dévie pas la chaîne nerveuse, ou bien où l'on dévie, suivant une technique inspirée de la déviation nerveuse, une extrémité du tube digestif préalablement sectionné, n'est suivie que d'une cicatrisation simple.

Les expériences de déviation nerveuse chez les Lombriciens confirment donc et généralisent les résultats obtenus par déviation de nerfs chez les Amphibiens (LOCATELLI, GUYÉNOT et ses collaborateurs).

Ainsi, en l'absence de la chaîne nerveuse ancienne, la régénération de la tête est ralentie et déficiente. Au contraire, la présence de la chaîne nerveuse dans une cicatrice provoque la poussée d'une tête surnuméraire. La chaîne nerveuse ancienne joue donc un rôle important dans la régénération céphalique.

Nature de l'action exercée par la chaîne nerveuse ancienne. — Une extrémité sectionnée de la chaîne nerveuse ancienne a le pouvoir de provoquer l'édification d'une tête dans un tissu cicatriciel qui, réduit à ses seules forces, serait incapable d'une telle morphogénèse. Il a paru tentant à quelques auteurs de rapprocher cette action de celle de l'organisateur primaire des embryons d'Amphibiens qui, convenablement transplanté, peut provoquer la formation d'un embryon surnuméraire. La chaîne nerveuse ancienne serait alors l'organisateur des régénérats céphaliques. Un tel rapprochement est spécieux, comme le montrent les expériences suivantes:

a) J'ai pu de diverses manières (AVEL 1932, 2) substituer à la chaîne nerveuse céphalique la chaîne nerveuse d'une région moyenne du corps, où le pouvoir de régénérer une tête est nul. Après décapitation dans la région ainsi privée de son organisateur présumé, on observe néanmoins dans tous les cas la régénération d'une tête tout à fait normale.

b) La contre-partie, plus démonstrative encore, de l'expérience précédente, a pu être réalisée (AVEL 1932, 3): c'est la déviation de la chaîne nerveuse céphalique dans la région moyenne du corps, où le pouvoir de régénérer une tête est nul. Ce but ne peut être atteint que par deux opérations successives: 1º L'animal est d'abord coupé en trois morceaux; le fragment moyen (du onzième au trente-deuxième segment) est rejeté et les deux fragments restants soudés l'un à l'autre par des points de suture, de manière qu'on passe directement du dixième au trente-troisième segment. Après guérison, on peut alors effectuer, dans la région modifiée, une déviation de la chaîne nerveuse telle qu'une extrémité de chaîne nerveuse appartenant au cinquième segment soit engagée dans une blessure latérale pratiquée du trente-septième au trente-neuvième segment. Cette déviation de l'organisateur céphalique prétendu provoque la poussée d'un bourgeon un peu saillant, c'est-à-dire la prolifération des tissus cicatriciels, mais en aucun cas ce bourgeon n'est le siège d'une véritable morphogénèse.

Des expériences systématiques de déviation de la chaîne nerveuse à des niveaux très variés démontrent (AVEL 1932, 3) qu'elle provoque l'édification d'une tête seulement dans la région antérieure, jusqu'au dix-huitième segment, c'est-à-dire seulement dans le territoire normalement doué du pouvoir de régénérer une tête après simple décapitation. Dans ce « territoire tête », la régénération céphalique normale nécessite simplement la présence, sur la surface d'amputation, d'une tranche de chaîne nerveuse ancienne quelconque, qui peut ne pas appartenir au territoire tête. Les faits sont donc tout à fait parallèles à ceux que GUYÉNOT et ses élèves ont révélés à propos des déviations de nerfs chez les Tritons, et ils entraînent les mêmes conclusions. La chaîne nerveuse n'est pas un organisateur. On est alors conduit à attribuer à la chaîne nerveuse ancienne un rôle « activateur », qui reste d'ailleurs à préciser. La nature de la réponse est déterminée par la nature

et les propriétés du territoire activé, et non par celles de l'agent activateur.

La régénération normale et complète d'une tête nécessite donc au moins deux catégories de facteurs: 1° un ou des facteurs d'activation, en relation avec la chaîne nerveuse ancienne, mais dépourvus de spécificité anatomique puisque, d'une part, ils ne sont pas restreints à la chaîne nerveuse céphalique et que, d'autre part, ils ne sont même pas l'apanage absolu de la chaîne nerveuse (ainsi que le démontre l'expérience de GOLDFARB); 2° des facteurs morphogénétiques, déterminant un plan d'organisation caractéristique, limités au contraire à un territoire tête.

Il est instructif de rapprocher la conception à laquelle nous venons d'aboutir des idées auxquelles Paul WEISS, dans son beau livre: *Principles of Development* (1939), est amené par son analyse des facteurs du développement embryonnaire: « Every act of development requires, first, the *unspecific activation of energy*, and, second, a *specific pattern* to direct the resulting activities » (p. 383). Ces deux principes, réunis dans la majorité des cas, sont, selon WEISS, séparés dans l'espace chez les Insectes (p. 391) et chez les Oiseaux (p. 394).

Des circonstances défavorables nous ont amené à différer l'étude du mode d'action de la chaîne nerveuse. Il sera nécessaire, en particulier, de rechercher si l'on retrouve chez les Annélides les importants résultats auxquels SCHOTTÉ et BUTLER (1944) ont abouti chez les Amphibiens. En revanche, nous avons étudié par des expériences nombreuses et variées le pouvoir morphogénétique du territoire céphalique.

II. ETUDE DU POUVOIR MORPHOGÉNÉTIQUE DU TERRITOIRE CÉPHALIQUE.

Schématiquement, un Lombric est constitué de deux cylindres emboîtés: la paroi du corps et le tube digestif, bien séparés par coelome, et qu'il est aisé d'isoler chirurgicalement l'un de l'autre. De nombreuses expériences, en particulier la suppression complète et définitive du tube digestif, montrent que la paroi du corps peut se reconstituer en l'absence des organes endodermiques, donnant un régénérat d'apparence tout à fait normale, mais dépourvu de tube digestif (à l'exception d'une cavité buccale) (AVEL, 1941).

Il est donc légitime d'étudier, comme nous allons le faire, la régénération de la paroi du corps sans tenir compte des organes internes (pourvu qu'une chaîne nerveuse soit présente sur la surface d'amputation).

Propriétés morphogénétiques de la paroi du corps. — Une coupe transversale dans la région antérieure d'un Lombric montre que la paroi du corps a la forme d'une couronne musculo-cutanée assez épaisse, à peu près circulaire, où l'on peut distinguer deux régions sensiblement d'égale longueur: une moitié ventrale, comprenant les quatre paires de soies, et une moitié dorsale, allant jusqu'aux soies latérales non comprises.

La moitié ventrale a un pouvoir régénérateur plus grand que celui de la paroi dorsale, ainsi que le démontrent nettement des expériences de types variés.

On peut, par exemple, réaliser une espèce d'isolement dans un territoire neutre de la moitié dorsale ou de la moitié ventrale de la paroi du corps appartenant au territoire céphalique. Il suffit de les transplanter dans la région moyenne du corps (où le pouvoir de régénérer une tête a disparu), à la place de la partie correspondante, puis, après guérison, de sectionner le lombric à ce niveau. Dans ces conditions, la proportion de sujets régénérant une tête est des trois quarts avec la paroi céphalique ventrale; les régénérats sont complets, normaux, et se développent assez rapidement, tandis qu'avec la paroi céphalique dorsale seule, un quart seulement des opérés régénèrent, avec une extrême lenteur, des têtes généralement de taille réduite (Avel, 1932, 1937).

Le résultat précédent est confirmé par une expérience encore inédite, effectuée sur *Eisenia sp.* Il est possible, par une opération assez compliquée dont il serait trop long d'exposer ici la technique, de réduire la région céphalique, sur une longueur de plusieurs segments, à un cylindre grêle, composé uniquement de la moitié dorsale ou de la moitié ventrale de la paroi du corps refermée sur elle-même et dont la cavité ne renferme que la chaîne nerveuse, le tube digestif ayant, évidemment, été enlevé. Après guérison (poussée jusqu'à disparition de la cicatrice), les opérés sont sectionnés dans la région ainsi modifiée, et la surface d'amputation est constituée uniquement, outre la chaîne nerveuse, par la moitié ventrale ou la moitié dorsale du tégument. L'opération préliminaire

a réduit la circonférence de la paroi du corps à la moitié de sa longueur normale; donc la surface d'amputation est égale seulement à $(\frac{1}{2})^2$ ou $^1/_4$ de la surface d'amputation au même niveau d'un ver normal. Si le matériel de régénération, comme on le pense, est fourni par la totalité de la paroi du corps, nos opérés disposeront, pour édifier un régénérat sur une surface réduite au quart, d'un matériel formateur réduit seulement de moitié, c'est-à-dire qu'en principe ils pourraient édifier un régénérat proportionnellement deux fois plus volumineux qu'un régénérat normal.

L'expérience vérifie cette prévision chez les sujets réduits à la moitié *ventrale* de la paroi du corps, tandis que ceux qui n'ont conservé que la moitié dorsale ne fournissent que des régénérats très petits et déficients.

J'ai obtenu de nouvelles indications sur les propriétés des moitiés dorsale et ventrale en étudiant la régénération à partir de surfaces d'amputation convenablement modifiées et composées uniquement de deux moitiés ventrales opposées (dont une a été substituée à la moitié dorsale), ou uniquement de deux moitiés dorsales (dont une remplace la moitié ventrale normale). Dans le premier cas, on peut obtenir des têtes doubles. La régénération à partir de deux parois dorsales opposées (et en l'absence totale de paroi ventrale) donne des résultats curieux. Le régénérat est à peu près toujours déficient, souvent réduit à un appendice allongé dépourvu d'organisation, ou même absent. Lorsqu'il se forme une tête elle est généralement petite et anormalement orientée par rapport aux parties anciennes. Or, si l'on répète la même opération, mais en laissant en place une étroite languette de paroi ventrale en regard de la chaîne nerveuse (languette que la paroi dorsale greffée ventralement recouvrira), on obtient au contraire dans la grande majorité des cas un grand régénérat, normalement constitué et normalement orienté. On obtient, de même, une régénération normale si, préalablement à l'amputation, on a remplacé tout le complexe paroi ventrale + chaîne nerveuse par le complexe correspondant de la région « neutre », dépourvu par lui-même du pouvoir régénérateur.

Toutes ces expériences, et leurs variantes, montrent qu'on peut obtenir une régénération complète et normale à partir des tissus de la paroi céphalique dorsale, même disposés d'une manière aberrante, à la condition que la surface d'amputation comprenne

aussi au moins un petit lambeau de la paroi ventrale, même si ce lambeau ventral appartient à une région totalement dépourvue du pouvoir de régénérer une tête.

D'autres expériences ont démontré que ce lambeau de paroi ventrale pouvait être réduit à ses constituants mésodermiques.

La discussion approfondie des résultats brièvement résumés ci-dessus dépasserait le cadre du présent résumé, mais il est clair qu'ils suggèrent la possibilité d'un gradient de pouvoir régénérateur, décroissant dans le sens dorso-ventral. C'est dans la portion tout à fait ventrale (entre les soies ventrales) que serait sans doute localisée la partie la plus active, ainsi que le suggèrent des expériences préliminaires. Si on enlève cette dernière portion, en conservant tout le reste de la paroi du corps (c'est-à-dire du gradient présumé), la régénération n'est d'ailleurs nullement amoindrie.

En réfléchissant sur le principe général, les modalités et les résultats des expériences sur la paroi du corps des Lombrics, j'ai été frappé de leur ressemblance formelle avec les expériences chirurgicales de Hörstadius sur les blastulas d'Oursin et du parallélisme de leurs résultats. On dresserait facilement un tableau comparatif d'où il résulterait que la paroi dorsale et la paroi ventrale du corps des Lombrics ont des propriétés morphogénétiques parallèles à celles des hémisphères animal et végétatif du germe d'Oursin. La portion de paroi du corps comprise entre les soies ventrales joue, dans les expériences, un rôle comparable à celui des micromères.

Il est nécessaire que les caractéristiques et la nature du gradient ventro-dorso présumé soient précisées par des expériences quantitatives. Ce sera l'œuvre de l'avenir.

Quelle que soit la nature de ce gradient, on peut se demander s'il joue un rôle dans la détermination du gradient correspondant, ou, si l'on veut, de l'axe dorso-ventral du régénérat.

Une curieuse expérience montre qu'une telle influence est douteuse (Avel, 1942). Elle consiste, comme l'indique la figure 3, à prélever sur un premier ver la totalité de la paroi du corps fendue longitudinalement, à l'étaler à plat (1) et à lui faire subir sur un plan une rotation de 90°. Ce lambeau ainsi orienté est transporté avec cette nouvelle orientation sur un second ver privé au préalable de sa paroi du corps sur une longueur convenable, refermé sur lui-même et suturé (2). Après guérison et décapitation dans la région ainsi transformée, la surface d'amputation, comme le montre

l'examen des figures, présente une paroi du corps festonnée qui, bien que transversale, a en réalité la valeur d'une des lèvres d'une blessure exactement longitudinale, mais refermée en cercle sur elle-même. Ainsi est réalisée une base de régénération dans laquelle la paroi du corps est bien formée de tissus céphaliques, mais ne présente aucun des caractères structuraux d'une section transversale ordinaire, donc aucun des éléments du gradient ventro-dorsal. Sur cette base étrange peut néanmoins s'édifier un régénérat céphalique de constitution anatomique normale (4). La discussion de cette expérience, qu'il serait trop long d'exposer ici,

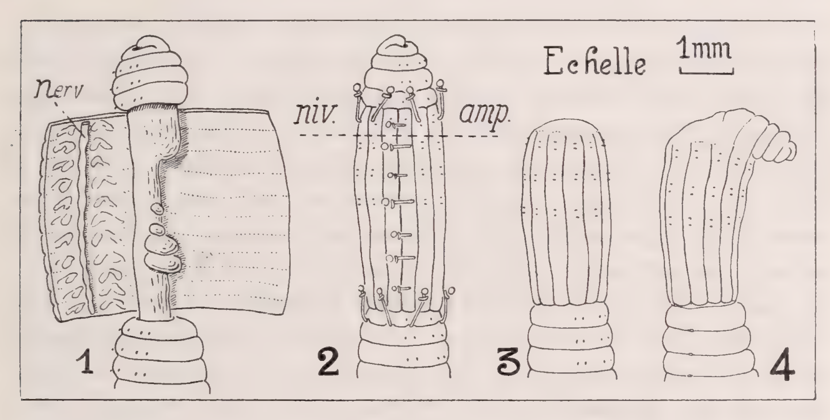


Fig. 3.

Explication dans le texte.

nerv, chaîne nerveuse; *niv. amp*, niveau d'amputation.

montrerait que ni le gradient ventro-dorsal du régénérat, ni son gradient antéro-postérieur n'ont pu être directement déterminés par les gradients correspondants de sa base d'insertion.

Le blastème de régénération semble donc doué d'une large autonomie. La base intervient dans la constitution du blastème, puisqu'elle fournit le matériel de régénération, mais elle n'intervient pas, du moins directement, dans l'agencement des cellules du régénérat, puisque cet agencement ne copie ni la morphologie ni la physiologie de la base.

III. Facteurs de la morphogénèse du tube digestif.

Conditions générales. — La suppression complète et définitive de l'œsophage, par une opération préliminaire inspirée de l'enlèvement définitif de la chaîne nerveuse, empêche toute régénération du tube digestif, sauf de la cavité buccale. Le tube digestif ne peut donc se régénérer qu'à partir de l'endoderme, à l'exception de la cavité buccale, dont l'origine est ectodermique et la différenciation autonome (Avel, 1941, 1).

La chaîne nerveuse ancienne n'est pas nécessaire à la régénération d'un tube digestif céphalique complet, ainsi que le montre l'expérience de la suppression de la chaîne nerveuse.

Un fait important et inattendu est que, dans la plupart des expériences citées plus haut, lorsqu'il ne s'est développé qu'un régénérat très déficient, et même en l'absence de régénération *extérieurement* apparente, l'étude histologique révèle qu'au-dessous de la cicatrice d'amputation, il s'est néanmoins effectué un travail morphogénétique remarquable, poussé souvent jusqu'à la régénération d'un pharynx typique, débouchant parfois dans une cavité buccale ouverte, et accompagné d'un cerveau et d'un collier périœsophagien. La régénération du tube digestif est donc largement autonome. Elle n'est cependant pas complètement indépendante. Les expériences qui vont être rapportées, et qui sont inédites, révèlent au contraire que la différenciation des organes endodermiques céphaliques se fait sous l'influence des tissus ectomésodermiques, et qu'elle est indépendante seulement du fait que l'ectoderme et le mésoderme soient ou non le siège d'un travail morphogénétique.

Influence de l'ectoderme. — A la suite d'expériences entreprises d'ailleurs dans une autre intention, il s'est constitué à l'intérieur du corps une vésicule ecto-mésodermique, située ventralement. Après décapitation au niveau de cette vésicule, la régénération céphalique a présenté deux anomalies intéressantes. Dans un premier cas il s'est développé, à partir de l'extrémité sectionnée du tube digestif, deux évaginations. L'une, orientée suivant l'axe du corps, se dirige, conformément à la règle, vers l'extrémité du blastème de régénération; l'autre se dirige obliquement vers la vésicule interne pourvue d'ectoderme, amorçant ainsi une seconde

perforation buccale [1]. L'endoderme en régénération est donc nettement attiré par l'ectoderme. Chez un autre sujet s'observe une autre particularité très instructive. Dans ce dernier cas, il ne s'est développé à partir de l'endoderme qu'un seul prolongement, qui s'est dirigé vers la vésicule ectodermique surnuméraire interne, et s'y est abouché par une large ouverture. Cet orifice, par lequel la cavité digestive débouche à la surface d'un ectoderme, a donc la signification paradoxale d'une bouche interne.

Ces faits démontrent donc que, dans sa poussée qui aboutira à la perforation de la bouche, l'endoderme ne se dirige pas vers le milieu extérieur, mais subit de la part de l'ectoderme une attraction élective.

Facteurs de la morphogénèse du tube digestif. — Dans les régénérats de tête, le tube digestif est constitué successivement d'une cavité buccale ectodermique, puis d'un pharynx et d'un œsophage endodermique. Au contraire, les régénérats de queue possèdent un intestin de structure uniforme sur toute sa longueur, et dont les caractères ne sont pas ceux du tube digestif céphalique. Ces différences sont-elles dues à des propriétés spécifiques de l'endoderme des différentes régions du corps, ou sont-elles au contraire imposées à un endoderme également plastique à tous les niveaux par des influences inductives spécifiques de l'ecto-mésoderme de la tête ou de la queue en régénération ? Il suffit, pour répondre à cette question, de modifier par une opération préliminaire les rapports topographiques normaux du tube digestif et de la paroi du corps. Par exemple, la totalité de la paroi du corps dans la région de l'intestin a été remplacée par la paroi du corps complète de la région céphalique. Après guérison, le ver est sectionné dans la région ainsi transformée, et peut régénérer à partir d'une surface d'amputation où l'intestin est entouré d'une couronne ecto-mésodermique de tissus céphaliques. Une opération inverse de la précédente fournirait une surface de section où l'œsophage serait entouré d'ecto-mésoderme caudal. Ces expériences, et diverses variantes, apportent une réponse à la question posée.

Pour interpréter correctement cette réponse, il est nécessaire de préciser, en les opposant, les caractères de l'intestin et du pha-

[1] Un collier nerveux périœsophagien s'est édifié autour de chacune de ces évaginations endodermiques, de sorte que le cerveau régénéré est relié à la chaîne nerveuse ventrale par deux colliers périœsophagiens successifs.

rynx. L'intestin, ancien ou régénéré normalement, est caractérisé par le typhlosolis empli de cellules chloragogènes, et qui fait saillie dorsalement dans la cavité intestinale. La muqueuse est assez uniformément constituée d'un épithélium cylindrique, plissé, et recouvert de longs cils souples. Le pharynx, au contraire, se reconnaît immédiatement à son volumineux bulbe musculo-conjonctif dorsal. L'épithélium pharyngien est dorsalement, au niveau du bulbe, déplissé, constitué de hautes cellules très serrées, parcourues par des fibrilles de soutien et munies d'une ciliature courte, dense et raide, tandis que l'épithélium ventral est assez plat et recouvert d'une cuticule. Enfin, à la partie postérieure du bulbe pharyngien, se trouvent des glandes pharyngiennes, dont les cellules se reconnaissent à leur basophilie intense.

Lorsque, comme dans la première expérience indiquée précédemment, l'intestin se régénère en regard d'ecto-mésoderme *céphalique*, le régénérat est extérieurement une tête (conformément à la nature de la paroi du corps), et cependant le tube digestif de ce régénérat renferme non pas un vrai pharynx, mais une formation particulière que j'appelle un pseudopharynx. Cet organe comprend un renflement dorsal souvent très volumineux, formé de cellules conjonctives et musculaires, qui en impose d'abord pour un bulbe pharyngien, d'autant plus qu'à son niveau l'épithélium endodermique est souvent déplissé. Ce n'est pourtant pas un pharynx, mais un intestin dont le typhlosolis a été envahi et ouvert par une masse considérable de tissus mésodermiques, qui ont détruit le tissu chloragogène et même la musculature pour s'insérer directement sur l'épithélium intestinal. Ce dernier a été mécaniquement déplissé, mais n'a subi aucune transformation et n'a nullement acquis les caractéristiques si nettes de l'épithélium pharyngien. En outre, la longueur du pseudopharynx est beaucoup plus variable d'un sujet à l'autre que celle d'un pharynx vrai, et devient parfois considérable, pouvant s'étendre sur plus de quatre segments des parties anciennes. Dans le pseudobulbe, les tissus sont complètement en désordre. Enfin, un pseudopharynx n'est jamais suivi de la glande pharyngienne qui est présente à la suite de tout pharynx véritable.

Un pseudopharynx a été obtenu dans des expériences différentes de celle qui a été indiquée, et il ressort de l'ensemble de ces recherches qu'on obtient un pseudopharynx lorsque la surface

d'amputation comprend à la fois de l'intestin et du mésoderme céphalique. La nature de la régénération apparente (provenant de la paroi du corps) n'importe pas, et un pseudopharynx s'est même constitué à la base d'une queue hétéromorphe.

L'étude des pseudopharynx montre donc que le matériel de régénération issu du mésoderme céphalique est attiré par l'endoderme intestinal, même par celui des parties anciennes, aussi bien qu'il l'est normalement par l'endoderme céphalique. Cette attraction est limitée au seul côté dorsal; elle aboutit à la constitution d'un amas de cellules conjonctives et musculaires qui restent en désordre, et ne peuvent exercer sur l'épithélium intestinal qu'une action purement mécanique et non une influence vraiment inductrice.

L'expérience réciproque de la précédente permet d'obtenir des surfaces d'amputation composées d'un œsophage entouré de paroi du corps uniquement caudale. Dans ces conditions, il ne se développe le plus souvent aucun régénérat (contrairement à ce qu'on observe dans la combinaison inverse). Cependant, outre quelques régénérats très déficients, j'ai obtenu une fois la poussée d'une petite queue typique, formée de nombreux segments courts séparés par autant de dissépiments, caractères absolument propres aux régénérats de queue. Cette queue renferme un tube digestif, régénéré à partir de l'œsophage, et qui est un véritable pharynx, muni d'un bulbe typique, limité par son épithélium serré caractéristique et accompagné d'une belle glande pharyngienne. Il sera nécessaire de répéter cette expérience, mais le résultat obtenu est assez frappant pour légitimer une conclusion nette. Il démontre que la régénération d'un pharynx typique est due à une réactivité élective de l'endoderme céphalique, qui répond d'une manière caractéristique à un afflux de tissu mésodermique de régénération quelle que soit l'origine de ce dernier.

L'ensemble des expériences qui viennent d'être brièvement exposées permet donc de se représenter ainsi le mécanisme de la régénération du tube digestif céphalique. Tout ce qui n'est pas la cavité buccale se régénère à partir de l'endoderme. A partir de la section, l'œsophage bourgeonne dans le blastème de régénération un prolongement qui, électivement attiré par l'ectoderme, ira s'ouvrir dans le stomodaeum. La partie dorsale du bourgeon

endodermique exerce une attraction sur les tissus mésodermiques du blastème, qui iront constituer un amas bien circonscrit, ébauche du bulbe pharyngien. A son tour, le mésoderme du bulbe exerce, sur l'endoderme situé à son niveau, d'abord une action mécanique, l'empêchant de se plisser, puis une action inductrice, mais dont les modalités dépendent d'une réactivité élective de l'endoderme céphalique, et qui aboutira aux différenciations histologiques caractéristiques du pharynx. Il est à peine nécessaire de souligner combien ces mécanismes rappellent ceux que l'embryologie expérimentale a révélés. La réactivité élective, propriété dont Spemann a souligné l'importance, intervient donc, comme on pouvait le penser, dans la régénération comme dans l'embryologie, dans les actions hormonales, et dans de nombreux phénomènes biologiques.

La régénération du Lombric, thème populaire de recherches depuis deux siècles, loin d'être un sujet épuisé, commence seulement à être débrouillée. Son étude un peu assidue a dès maintenant montré qu'elle ne met pas en jeu des mécanismes très différents de ceux du développement embryonnaire. La régénération de la tête nécessite une activation des tissus du blastème, sous l'influence de facteurs qui ne se confondent pas avec ceux de l'organisation. Il est probable que, dans les tissus ecto-mésodermiques de la base, existe un véritable gradient ventro-dorsal de pouvoir régénérateur, qui présente de nombreuses analogies avec le gradient végétatif-animal des embryons d'Oursins; cependant, la base ne paraît pas avoir d'action organisatrice directe sur le blastème qu'elle a constitué. C'est l'étude de la morphogénèse du pharynx qui révèle les faits les plus nets, sans doute parce que le problème est limité. Elle découvre un jeu complexe d'actions mutuelles entre l'endoderme, le mésoderme et l'ectoderme, dont le résultat dépend non seulement de l'action de chaque feuillet, mais de la réactivité de l'autre constituant.

OUVRAGES CITÉS

1930. AVEL, M. *Le rôle du système nerveux dans la régénération de la tête chez les Lombriciens.* C. R. Acad. Sciences, t. 191, pp. 78-79.

1932 (1). —— *Sur une expérience permettant d'obtenir la régénération de la tête en l'absence certaine de la chaîne nerveuse ventrale ancienne chez les Lombriciens.* Ibid., t. 194, pp. 2166-2168.

1932 (2). —— *Le pouvoir régénérateur des moitiés dorsale et ventrale de la paroi du corps, dans la région céphalique.* Ibid., t. 194, pp. 2334-2335.

1932 (3). —— *Analyse expérimentale de la disparition du pouvoir de régénération d'une tête, dans la région moyenne du corps, chez les Lombriciens.* Ibid., t. 195, pp. 273-275.

1937. —— *Titres et Travaux scientifiques.* Bordeaux, Delmas.

1941. —— *La régénération de la tête des Lombrics en l'absence du tube digestif.* C. R. Acad. Sciences, t. 213, pp. 409-411.

1942. —— *Sur l'autonomie de la différenciation des régénérats céphaliques chez les Lombrics.* Ibid., t. 215, pp. 333-334.

1909. GOLDFARB, A. J. *The influence of the nervous system in regeneration.* Journ. exp. Zool., vol. 7, pp. 643-722.

1926. GUYÉNOT, E. et SCHOTTÉ, O. *Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux.* C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 1050.

1925. LOCATELLI, P. *Formation de membres surnuméraires.* C. R. Assoc. Anatom., Turin.

1902. MORGAN, T. H. *Experimental studies of internal factors of regeneration of the earthworm.* Arch. f. Entw. mech., Bd. 14, S. 563-591.

1944. SCHOTTÉ, O. and BUTLER, E. *Phases in regeneration of the Urodele limb and their dependance upon the nervous system.* Journ. exp. Zool., t. 97, pp. 95-121.

1928. SIEGMUND, G. *Die Bedeutung des Nervensystems bei der Regeneration, untersucht an Eisenia.* Biologia generalis, Bd. 4, S. 337-350.

1939. WEISS, P. *Principles of development.* New-York, Henry Holt.

N° 7. **Eugène Binder.** — Effets de divers agents chimiques sur l'activité des hormones de l'hypophyse [1].

Station de Zoologie expérim., Université de Genève.

On sait que les hormones hypophysaires, que l'on n'a jamais obtenues autrement qu'à l'état d'extraits protéiques, peuvent être inactivées par divers procédés. Dans notre laboratoire, notamment, Guyénot, Ponse et Dottrens (1935) ont publié les résultats d'une série de travaux, dans lesquels ils utilisaient l'action de la chaleur, l'hydrolyse acide, la digestion par la pepsine, afin surtout d'isoler les hormones, en détruisant plus ou moins rapidement certaines d'entre elles, de façon à conserver seule celle qui résistait le plus longtemps.

D'autres auteurs ont encore utilisé la digestion par la trypsine et la chymotrypsine. (Chow, Greep et van Dyke 1939, Abramowitz et Hisaw 1942.)

Tous ces procédés sont des moyens de destruction des albumines en général. Le fait qu'ils inactivent les hormones hypophysaires conduit à penser que ces hormones doivent nécessairement être de nature protéique.

Personnellement, j'ai été amené, pour obtenir des extraits hypophysaires inactifs, à employer, en plus des moyens cités précédemment, l'action du formol, de l'oxygène, et des rayons ultraviolets, spécialement sur les hormones thyréotrope et gonadotropes.

Je suis parti d'un extrait d'hypophyses préalablement desséchées à l'acétone et stockées sous forme de poudre, conservée dans le vide et l'obscurité. Pour faire l'extrait, cette poudre est triturée dans une solution de soude décinormale, qui est neutralisée après une demi-heure par une quantité égale d'acide chlorhydrique, et centrifugée après quelques heures de contact à la température de la chambre. L'activité de l'extrait est vérifiée sur des Cobayes♀ impubères de 180 à 200 grammes, en se basant sur les modifications histologiques apportées aux ovaires, au tractus génital, et aux

[1] Travail exécuté grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz ».

thyroïdes. Une quantité d'extrait correspondant à 0,2 gr. d'hypophyse fraîche, administrée en une injection, suffit à vider de colloïde la thyroïde d'un Cobaye de 200 gr., tandis qu'il faut trois injections en trois jours consécutifs pour que les hormones gonadotropes aient le temps d'agir.

Action du formol.

L'action du formol sur les albumines a été l'objet de nombreuses recherches, ces dernières années, en raison de son emploi dans la fabrication des anatoxines par le procédé de Ramon. D'après les auteurs qui en ont fait, à ma connaissance, la meilleure analyse, il se passe les phénomènes suivants:

1° Les groupes SH sont modifiés le plus rapidement. (GRABAR 1941.)

2° Les groupes amine actifs sont méthylénisés, ce qui se passe en très peu de temps, comme cela a été montré par SOERENSEN. (Voir C. SCHMIDT 1939.)

3° Une transformation lente se produit ensuite, dans des conditions de température définies. Il s'agit d'une cyclisation des acides aminés composant les albumines, décrite par LOISELEUR en 1942:

Certains acides aminés sont facilement cyclisés, comme par exemple le tryptophane. D'autres nécessitent une plus grande concentration de formol: tyrosine, cystéine, phénylalanine. Les acides aminés les plus difficiles à cycliser sont ceux à chaîne droite, comme la lysine, la sérine, l'acide gluthamique, la leucine, l'alanine. Le glycocolle, la methionine, la proline sont tout à fait inertes.

Il était intéressant de chercher à savoir si les groupes SH et amine jouaient un rôle dans l'activité des hormones hypophysaires, et, dans le cas contraire, de chercher à mettre en évidence, d'après l'action prolongée du formol, si un type d'acides aminés avait une importance prépondérante.

J'ai fait agir du formol à diverses concentrations entre 2‰ et 10%, sur des extraits d'hypophyses. J'ai constaté qu'à 5‰ déjà, le formol inactivait totalement les trois hormones, thyréotrope, lutéinisante (crinogène) et folliculo-stimulante (auxogène). En effet, à une dose correspondant à 0,6 gr. d'hypophyse, l'extrait traité

ne provoque aucun changement dans la thyroïde, ni aucune lutéinisation de l'ovaire. Les follicules des ovaires sont assez nombreux, comme chez les ♀ témoins, mais sans accroissement par rapport à la normale, et le vagin est en dieostre.

De plus, cette action est rapide, étant déjà complète après deux jours. Il semble donc que la présence de groupes SH et amine actifs soit nécessaire à l'activité des hormones.

A $2^{0}/_{00}$, la concentration n'est pas suffisante pour inactiver l'hormone thyréotrope. Cette hormone subsiste alors très longtemps, et après trois mois à l'étuve à 37°, un extrait hypophysaire formolé à $2^{0}/_{00}$ provoque une nette activation des thyroïdes. Cette activation n'est pas aussi forte que lorsqu'il s'agit d'un extrait non formolé, ce qui s'explique par le blocage d'un certain nombre de groupes SH et amine. Quant à l'action d'une si petite concentration de formol sur les acides aminés, elle n'a rien de certain. Il n'y a donc malheureusement pas de conclusion à tirer, à ce point de vue.

Oxydation.

Les extraits acétoniques d'hypophyses ne perdent pas leur activité au contact de l'air, contrairement à l'urine de femme enceinte. Il m'est arrivé de retrouver après des mois des extraits qui étaient restés à la glacière dans des bechers couverts de papier filtre. Lorsque je les ai essayés, ils se sont montrés parfaitement actifs, trois mois, six mois, huit mois après leur fabrication.

De même, je n'ai pas obtenu d'affaiblissement du pouvoir hormonal thyréotrope, lutéinisant ni folliculo-stimulant en faisant barbotter de l'oxygène dans mes extraits hypophysaires. Le liquide étant visqueux, les bulles n'éclatent pas à la surface, cela forme une mousse qui tient très bien, et l'oxygène peut ainsi rester longtemps en contact avec l'extrait. Je récupère l'extrait en précipitant toute la mousse dans l'acétone à froid. Le précipité, repris ensuite par l'eau physiologique, provoque l'activité de la thyroïde et de l'ovaire, comme un extrait non traité.

Il est nécessaire, pour inactiver les hormones hypophysaires, de les mettre en présence d'oxygène naissant, par exemple en y ajoutant de l'eau oxygénée. En effet, quand j'ajoute 20% d'eau oxygénée pharmaceutique à dix volumes, à un extrait hypophysaire,

mis ensuite à l'étuve à 37° pendant quarante-huit heures, cet extrait, précipité par l'acétone à froid et repris par l'eau physiologique, n'a plus aucune action : la thyroïde reste au repos, les ovaires présentent de nombreux petits follicules, sans accroissement, et sans trace de lutéinisation ; le vagin est en dioestre.

Rayons ultra-violets.

En soumettant des extraits d'hypophyse aux rayons ultra-violets, en couche mince de 2 mm., et pendant des durées variables, après les avoir rendus limpides en les filtrant sur filtres Seitz K « Klär-Schichten », j'ai constaté que l'activité hormonale diminuait progressivement. Après deux heures, l'action sur la thyroïde est très faible, et nulle après trois heures.

Les rayons ultra-violets ont une action destructrice sur les albumines, ce qui expliquerait cette inactivation des extraits. Mais d'autre part, on sait que l'action des rayons sur l'eau provoque la formation d'eau oxygénée. (Piffault et Deschamps, 1942.) L'eau distillée, irradiée pendant un certain temps, décolore une solution très faible de permanganate de potasse. Il est vrai qu'une solution équivalente de peroxyde d'hydrogène ne suffit pas, de loin, à inactiver un extrait, mais il est probable que, pendant l'irradiation, ce n'est pas le peroxyde tout formé qui agit sur les hormones, mais l'oxygène et l'hydrogène naissants, avant qu'ils se soient recombinés en peroxyde. Il y a donc lieu de tenir compte de la possibilité d'une oxydation dans l'inactivation des hormones par les rayons ultra-violets, en plus de l'action destructrice des molécules de protéine par les photons.

Conclusions.

Les hormones hypophysaires étant des albumines, il serait intéressant de savoir quelles sont, dans la molécule d'albumine, les caractéristiques chimiques nécessaires à leur activité. D'après l'action du formol, il semble que la présence de groupes SH ou de groupes amine actifs soit indispensable. D'autre part, le peroxyde d'hydrogène inactive les hormones par oxydation, et il y a lieu de tenir compte également d'une oxydation dans l'inactivation par les rayons ultra-violets.

BIBLIOGRAPHIE

1939. Abramowitz, A. A. and Hisaw, F. L. *The effect of proteolitic enzymes on purified gonadotropic hormones.* Endocrinology, Vol. 25, p. 633.

1939. Chow, B. F., Greep, R. O. and van Dyke, H. B. *The action of proteolitic enzymes on anterior pituitary extract.* Amer. J. Physiol. Vol. 126, p. 462.

1941. Grabar, P. *Discussion d'une communication de Pons.* Ann. Inst. Pasteur 67, p. 386.

1935. Guyénot, Emile, Ponse, K. et Dottrens, E. *Action physiologique et séparation des hormones Auxogène, Crinogène et Thyréostimulante de l'hypophyse.* Travaux du Laboratoire de Zoologie et de la Station de Zoologie expérimentale de l'Université de Genève, No. 44.

1942. Loiseleur, J. *Sur la valeur antigène des protéines formolées.* Ann. Inst. Pasteur, Vol. 68, p. 439.

1942. Piffault, C. et Deschamps, M. *Action, sur l'eau, du rayonnement émis par la lampe à vapeur de mercure.* C. R. Soc. Biol., vol. 136, p. 608.

1939. Schmidt, C. *The chemistry of amino-acids and proteins.* Baltimore, 1939.

N° 8. **H. Mislin und M. Kauffmann.** — Beziehungen zwischen Wandbau und Funktion der Flughautvenen (Chiroptera).

Zoolog. Anstalt Univ. Basel.

Die Flughaut der Chiroptera gehört zu den Organen mit stark wechselndem Blutbedarf. Das auffallend geringe Wärmeregulierungsvermögen der Fledermäuse und der damit im Zusammenhang stehende Wechsel von Lethargie- und Aktivitätsphasen hat bedeutende Unterschiede in den Kreislaufzeiten und in der Blutverteilung zur Folge. Dazu kommt noch, dass in Anpassung an die fehlende Pulswelle der Flughautarterien und an die extrem weiten Weglängen des Blutes durch die Flughautduplikatur, eine aktive

Einflussnahme der Gefässe auf Förderung und Rücktransport des Blutes notwendig geworden ist.

Wir kennen in der Flughaut der Chiroptera allein fünf Einrichtungen die geeignet sind, Veränderungen in den peripheren Widerständen im Strombett der Flughaut herbeizuführen und vorallem Blutstauungen im venösen Gebiet zu verhindern: 1. die von uns beobachteten spontanen und periodischen Arterienkontraktionen, deren Rhythmus zwischen 1—4 Kontraktionen pro Minute schwankt, 2. die von O. Grosser (1) beschriebenen Systeme von parallelen Arterienbahnen im Bereiche der Extremitäten, 3. den von T. Wharton Jones (2) entdeckten aktiven Venenpuls, 4. die von J. Hyrtl (3) aufgefundene grosse arterio-venöse Daumenanastomose und 5. den von S. Schumacher (4) in funktioneller Hinsicht untersuchten M. propatagialis propius, der als Dilatator der V. cephalica strömungsfördernd wirkt.

Die folgende Untersuchung beschäftigt sich nur mit den Verhältnissen auf der venösen Seite. Bekanntlich sind die Beziehungen zwischen Struktur und Funktion bei den Venen meist schwieriger zu bestimmen, als bei den Arterien. Bei jenen kommt in der Regel die rein passive Leistung zur Untersuchung, bei der die äusseren Kräfte im Vordergrund stehen. Nachdem der eine von uns (5) in einer Reihe von Arbeiten, sowohl im in vivo Versuch, wie auch an der isolierten Flughautvene deren autonome Peristaltik und Abhängigkeit von natürlichen Reizen untersucht hat, und nachdem S. Schumacher durch elektrische Reizung des M. propagatagialis proprius zeigen konnte, dass bei der Kontraktion des Muskels, vermöge seiner elastischen Verbindung mit der Wand der V. cephalica, diese in ihrem proximalen Abschnitt gedehnt wird, wodurch eine Saugwirkung auf den distalen, daumennahen Abschnitt zustande kommt, sind wir nun in der Lage, zwei Venentypen von ausgesprochen verschiedener Funktion histologisch zu vergleichen.

V. pulsativa.

Die Pulsvene lässt drei verschiedene Bewegungen unterscheiden. 1. Peristaltik (6) und Antiperistaltik, 2. lokal beschränkte Querschnittsschwankungen, und 3. schraubige Verdrehungen des Gefässrohres. Diese spezifischen Gefässleistungen sind besonders deutlich an der isolierten Vene zu erkennen. Für die Prüfung der Druckabhängigkeit der Venenparistaltik ist es gleichgültig ob die

Mikrokanüle am distalen oder proximalen Ende des Gefässes eingebunden wird. Die Querschnittsschwankungen der Vene können unter Beibehaltung eines runden oder ovalen Gefässrohres vorsichgehen. Die Gefässverdrehungen sind nur an der isolierten Vene zu beobachten, welche rechts- oder linksläufige Drehungen bis zu 90 Grad ausführen kann.

Der Wandbau dieser Vene war schon wiederholt Gegenstand einer histologischen Analyse. Die Abgrenzung der drei Schichten Intima, Media und Adventitia lässt sich klar erkennen. Der Querschnitt der Vene ist vom Muskelgerüst der Media beherrscht, das aus drei Lagen von Muskelzellen besteht, die gegen die Schnittebene geneigt verlaufen. Da die Media hier die Hauptschicht darstellt, so ist die *V. pulsativa* ein stark muskulöses Gefässrohr und in ihrem Bau auffallend ähnlich der sie begleitenden Flughautarterie.

Weil Leydig (7) behauptet hat, an den Muskelfasern der Pulsvenen ,,unverkennbare Spuren von Querstreifung" beobachtet zu haben, steht heute die Auffassung von der Querstreifung der ,,Venenherzen" in sämtlichen neueren Lehrwerken.

Der erste Untersucher der Venenwand, T. Wharton Jones hat keine Querstreifung feststellen können und ,,an unequivocal appearance of transverse marking" ausdrücklich in Abrede gestellt. Leydig dürfte dies übersehen haben, denn er glaubte sogar mit seiner Untersuchung die ersten histologischen Befunde von Wharton Jones bestätigt zu haben. Zu diesem Irrtum verhalf offenbar noch der Umstand, dass Jones selbst die pulsativen Venen in ihrem Bau mit den Lymphherzen der Amphibien verglichen hatte, da deren Wandbau ja wesentlich einfacher ist, als der der Blutherzen. Wir müssen aber feststellen, dass zwischen der Muskeltextur der Flughautvene und der Muskeltextur der Lymphherzen starke Unterschiede bestehen. Die quergestreiften Muskelfasern der letzteren sind sehr viel länger und zeigen häufig anastomosierende Verflechtungen. Die Muskelbündel der Pulsvene sind kürzer und jeweils von kollagenem Bindegewebe stark umgeben. Ob die Fasern einer Muskelzelle direkt in die Fasern einer benachbarten Zelle übergehen ist noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Ein eigentliches syncytiales Fasergerüst ist aber nicht vorhanden. Die verschiedenen Lagen der glatten Muskelfasern stehen leicht schräg zueinander und überkreuzen sich. Es handelt sich also sicher nicht um eine Ringmuskelschicht wie Karfunkel (8) angegeben hat. Die sogenannten

„Spuren von Querstreifung“ sind offenbar bloss die Anschnitte der schräg und schraubig verlaufenden kontraktilen Elemente. Die übrigen Strukturen der Pulsvene sind wenig auffallend. Die Intima besitzt als Abdichtung gegen das Blut ein Endothel, das an der Elastica interna befestigt ist. Diese Membran ist sehr dünn, verglichen mit der entsprechenden Haut bei den Flughautarterien, wo sie sehr kräftig gebaut ist. In der Media der Vene sind keine elastischen Elemente nachzuweisen gewesen. Dies ist wiederum einer der wenigen deutlichen Unterschiede zur sie begleitenden Arterie. Das Fehlen von elastischen Fasern in der Muskel-Media dürfte eine funktionelle Bedeutung haben. Elastische Elemente könnten in dieser Schicht die Rückkehr der Venenwand in die systolische-resp. diastolische Phase beim aktiven Puls erschweren. Die zahlreichen kollagenen Wellungen der Adventitia sind durch eine gering entwickelte Elastica externa begrenzt.

Auf Grund der Bauweise der Wand der Pulsvene scheinen die erwähnten Bewegungserscheinungen einigermassen verständlich. Das Muskelfasergeflecht ist aus homogenen Elementen aufgebaut. Es fehlt eine spezialisierte Gliederung in antagonistische Muskelbündel, es fehlt Ring- und Längsmuskulatur mit einem zugeordneten Nervennetz. Diese elementare Faseranordnung gestattet die Peristaltik völlig gleichartig in beiden Gefässrichtungen. Die lokalen Querschnittsschwankungen bei rundem oder ovalem Gefässquerschnitt sind nur möglich, weil die Kontraktionsvorgänge sich auf Einzelgruppen der mehr oder weniger isolierten Muskelbündel beschränken können. Vorallem aber sind die schraubigen Verdrehungen der isolierten Vene nur auf Grund der spiraligen Anordnung des Muskelfasergeflechtes möglich. Diese elementare Muskelversorgung und die auffallende Aehnlichkeit mit dem Wandbau der Arterie, erweist die Pulsvene von einem primordialen Bauprinzip beherrscht. Sie scheint dem Grundtypus der Blutgefässe nahezustehen und dadurch für eine rhythmische, rein myogene Tätigkeit geeignet zu sein.

V. cephalica.

Wie die Pulsvene ist nun auch die *V. cephalica* demselben Organ zur Abflussregulierung nachgeschaltet. O. Grosser und

später S. Schumacher konnten bei diesem Gefäss nie einen aktiven Puls beobachten. Wir haben nun auch die *V. cephalica* isoliert und nach Einbinden von Mikrokanülen von der Druckflasche aus durchströmt. Es gelingt aber nicht mit Druckreizen irgend welche Reaktionen zu erhalten. Dies Verhalten wird durch ihre völlig andere Bauweise verständlich. Die Hauptschicht der *V. cephalica* ist die Adventitia, die sich in ihrer auffallenden Dicke zur Media wie 6 zu 1 verhält. Sie enthält dicht gelagerte und wellig angeordnete kollagene Fasersysteme und ein kompliziertes elastisches Gerüst, welches wie Schumacher gezeigt hat, die gesamte Gefässwand mit dem übrigen Bindegewebe und besonders mit der Randsehne des Propatagiums zu einer anatomischen und funktionellen Gemeinschaft verknüpft.

Dadurch stellt die *V. cephalica* ein besonders stark elastisches Rohr dar. Ihr Bauprinzip wird, wie bereits Schumacher zeigte, wesentlich beherrscht durch die Verankerung der einstrahlenden elastischen Fasern der Randsehne in das Fasergerüst der Adventitia, welches die Grundlage für die dilatatorische Wirkung des M. propatagialis proprius ist. Zu einer rhythmisch pulsierenden Tätigkeit ist aber die *V. cephalica* nicht fähig, schon deshalb, weil die Muskellage der Media nur sehr gering entwickelt ist, und weil zwischen Muskulatur und Bindegewebekörper des Gefässes ein ausgesprochenes Missverhältnis besteht. Dies wird besonders deutlich bei der Betrachtung der Media im Querschnitt. Neben der Elastica interna stellen wir noch eine weitere, nahezu gleichstarkgebaute elastische Membran fest, welche die Muskellage nach der Adventitia hin begrenzt. Die zum Gefässquerschnitt nur wenig schräg verlaufenden Muskelfasern sind somit von zwei elastischen Membranen nach der Intima und nach der Adventitia hin abgegrenzt. Das Gefäss ist damit für eine doppelte Beanspruchung durch Dehnungskräfte gebaut. Für die Dilatator-Wirkung des M. propatagialis proprius war die Ausbildung des komplizierten Wandgerüstes notwendig. Und der auffallende Wechsel der *V. cephalica* zwischen Blutleere, ja völligem Kollabieren der Gefässwände und starker Blutfüllung, der im Zusammenhang steht mit der Eröffnung resp. der Drosselung der arterio-venösen Daumenanastomose, hat offenbar die elastische Verstärkung der Media notwendig gemacht. Die schwach entwickelte Muskulatur kann nur Einfluss auf die Veränderungen

des Gefässkalibers nehmen und ist für eine rhythmische Tätigkeit ungeeignet. Die *V. cephalica* ist somit gegenüber Dehnungen von innen und von aussen gut gesichert und für unregelmässig und periodisch auftretende starke Beanspruchungen geeignet. Sie ist der Typus eines sehr spezialisierten Gefässes.

Während also die Bauweise der Wand der Pulsvene in direktem funktionellem Zusammenhang steht mit inneren Kräften (Blutdruck, autonome Peristaltik), so lassen sich die Beziehungen, welche zwischen Wandbau und Funktion bei der *Cephalica* bestehen, über die äusseren Kräfte der Wanddehnung bestimmen.

LITERATUR

1901. 1. Grosser, O. *Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefässystems der Chiropteren.* Wiesbaden Verlg. Bergmann. Anat. Hefte.

1868. 2. Wharton, T. Jones. *Microscopical charakters of the rhythmically contractile muscular coat of the veins of the web of the bat's wing.* Abstract in Proceed. Royal Soc. London.

1862. 3. Hyrtl, J. *On the Radial Artery in the Cheiroptera. Anatomical Notes.* Natural History Review. London.

1931. 4. Schumacher, S. *Der „M. propatagialis proprius" und die „Tende propatagialis" in ihren Beziehungen zur V. cephalica bei den Fledermäusen.* Zs. f. Anat. und Entw. Ges. 94, S. 652-679.

1947. 5. Mislin, H. *Temperatur- und Druckabhängigkeit der isolierten, autonom-tätigen Flughautvene (Chiroptera).* Helvetica Physiologica et Pharmakologica Acta. Vol. V, Fasc. 1. S. C 18.

1941. 6. —— *Ueber die Venenperistaltik der Chiroptera.* Revue Suisse de Zoologie, 48, No. 21.

1859. 7. Leydig, F. *Ueber die äusseren Bedeckungen der Säugetiere.* Arch. f. Anatomie, Physiol. und wiss. Medizin. Leipzig.

1905. 8. Karfunkel, X. *Untersuchungen über die sog. Venenherzen der Fledermaus.* Arch. f. Anat. und Physiol.

Zur Zeit der Drucklegung dieser Arbeit stellen wir fest, dass C. Champy, M. Demay et J. Louvel (Circulation périphérique dans l'aile des Chauves-souris, C. R. Soc. de biol. 141 5/6, p. 274, 1947), unabhängig von uns ebenfalls die glatte Natur der Venenwandmuskulatur nachgewiesen hat.

N° 9. **F. E. Lehmann,** Bern. — Ueber die plasmatische Organisation tierischer Eizellen und die Rolle vitaler Strukturelemente, der Biosomen. Mit 1 Textabblildung.

Aus dem zoologischen Institut der Universität Bern. (Mit Unterstützung der Stiftung Dr. J. de GIACOMI der S. N. G.)

1. *Zytoplasmatische Organisation tierischer Eier.*

Es darf heute als erwiesen gelten, dass die meisten Eier der Metazoen eine charakteristische Organisation des Zytoplasmas besitzen. In manchen Fällen lassen sich in der Eirinde bestimmte Felder nachweisen, wie bei den Eiern der Echinodermen und von Tubifex, bei anderen Eitypen sind die endoplasmatischen Bereiche in einem typischen Muster angeordnet (Oligochaeten, Mollusken, Ascidien und wahrscheinlich Amphibien). Nicht selten wurden diese Bereiche als „Plasmastoffe" bezeichnet und damit kurzerhand als nicht lebende, nur chemisch unterscheidbare Zellbereiche hingestellt.

Die Ergebnisse der neueren, insbesondere auch der eigenen Zentrifugierungsversuche wecken Zweifel an der Richtigkeit dieser Auffassung. Die Entwicklungsmechanik der verschiedenen Rinden- und Endoplasmabereiche von Eizellen zeigt Eigentümlichkeiten, die wir bei der Entwicklungsmechanik ganzer Zellverbände wiederfinden. Es stellt sich so die Frage, ob die einzelnen Plasmabereiche tierischer Eizellen ebenfalls organisierte Verbände vitaler Elemente und nicht Aggregate hochmolekularer Stoffe sind.

2. *Biosomen als vitale Strukturelemente des Zytoplasmas.*

Die Untersuchung der submikroskopischen Struktur des Protoplasmas, die dem Buche von FREY-WYSSLING wesentliche Impulse verdankt, lässt immer deutlicher erkennen, dass das Zytoplasma tierischer Zellen kein homogenes Kolloid ist, sondern dass es zahlreiche geformte Gebilde enthält, die an der Grenze des Mikroskopischen liegen. Diese sind besonders deutlich im Plasma tierischer Eizellen zu erfassen wie dies vor allem aus den Untersuchungen

von Monné am Seeigelei hervorgeht. Das Endoplasma des Tubifex-Eies scheint ähnliche Gebilde zu enthalten.

Es ist von grosser Bedeutung, dass es gelingt, diese Elementargebilde mit Hilfe der Zentrifugierung zu sondern, ohne dass dadurch die Vitalität und die Entwicklungsfähigkeit der so behandelten Zellen wesentlich zu leiden braucht.

Verschiedene Befunde beim Seeigel-, beim Limnaea- (Raven u. Bretschneider) und beim Tubifex-Ei lassen erkennen, dass die Bauelemente des Grundzytoplasmas fibrilläre Gebilde sind. Diese *Zytoplasmafibrillen* können sich in verschiedener Weise zusammenlagern. Entweder wird ein elastisches gelartiges Maschenwerk (s. Abb. 1) gebildet, in dem z. B. die Dotterkörner suspendiert sind, oder die Fibrillen können, unter weitgehender Lösung ihrer Haftpunkte Fliessbewegungen ausführen, wie in der Ana- und Telophase der Mitose. Im ersten Falle sind die Fibrillen sehr schwer, im zweiten Falle relativ leicht durch Zentrifugierung zu schichten. Es handelt sich also hier bei der Aenderung der Schichtbarkeit nicht um Viscositätsänderungen im Sinne der Kolloidchemie, sondern um Strukturbildung bez. Strukturlösung von submikroskopischen Gebilden, die vermutlich aus verschiedenen Molekülarten aufgebaut sind. Nennt man Makromoleküle Micelle, so wären diese Gebilde als supramicellare Einheiten zu bezeichnen. Wie wir bei der embryonalen Topogenese mit Zellverbänden zu rechnen haben, so bei der intracellulären Strukturbildung mit Verbänden von Plasmafibrillen. Es erscheint als wahrscheinlich, dass die Gesetze der Kolloidchemie auf diese komplexen Gebilde nicht ohne weiteres angewendet werden können.

In die Fibrillen sind nach Monné in regelmässigen Abständen kugelige, ribosenukleinsäurehaltige Körperchen eingelagert, die Chromidien (s. Abb. 1). Solche Fibrillen, die Proteine, Nukleinsäuren und zahlreiche Fermente enthalten, bieten strukturell ein ähnliches Bild wie ein Chromonema. Monné nimmt an, dass sich die Fibrillen mit den Chromidien durch Wachstum und anschliessende Teilung vermehren. Es scheint somit die von Frey-Wyssling aufgestellte Regel: «*Omnis structura e structura*» für diese Gebilde zuzutreffen.

Eine weitere Gruppe von Elementargebilden sind die Mitochondrien, Körperchen von Stab- oder Kugelform. Auch sie

finden sich im Seeigelei, sowie in sehr vielen anderen tierischen Zellen. Sie sind zudem typisch für das Mesoplasma des Ascidieneies. Die Mitochondrien scheinen, wie die Fibrillen aus verschiedenen Molekülarten aufgebaut und besonders reich an verschiedenen fettartigen Substanzen sowie an Fermenten zu sein. Auch sie dürften sich nur durch Teilung vermehren (E. Ries).

Schon längst bekannt ist, dass die Hauptbestandteile des Zellkerns, die Chromonemata, sehr komplexe Strukturen sind, die sich nur durch Längsspaltung vermehren.

Es kann somit als höchstwahrscheinlich angenommen werden, dass sowohl das Zytoplasma wie der Kern der Eizellen zum grossen Teil aus komplex strukturierten Bauelementen konstituiert sind. Diese vitalen Gebilde ähneln in manchen Eigenschaften einfacheren Virusarten, sowohl in ihrer Vermehrung wie vermutlich in ihrem Bau und in ihrer Physiologie. Chromonemata, Plasmafibrillen mit Chromidien und Mitochrondien können zusammenfassend, entsprechend ihren vitalen Eigenschaften und ihrem Charakter als elementare Funktions- und Strukturelemente, als „Biosomen" bezeichnet werden.

Die heute vorliegenden Befunde führen uns zur Annahme, dass bei den tierischen Organismen zwischen der Organisationsstufe der Zellen und derjenigen der Makromoleküle eine besondere Stufe eingeschaltet ist, gerade an der Grenze des Mikroskopischen und des Submikroskopischen: die Stufe der Biosomen. Wohl wird man damit rechnen müssen, dass in diesem Bereich physikalische und chemische Gesetzmässigkeiten eine wesentliche Rolle spielen werden, aber auf der andern Seite ist das Gefüge der Biosomen (man denke an die gut erforschten Chromosomen) so komplex, dass mit Sicherheit Erscheinungen zu erwarten sind, die im Bereiche reiner Makromoleküle und einfacher Stoffgemische nicht zu finden sind, wie etwa die Vermehrung der Biosomen durch Teilung.

3. *Die Biosomen in der Entwicklungsphysiologie der Eizellen, insbesondere des Eies von Tubifex.*

In der Einleitung wurde bereits festgestellt, dass verschiedene Eizellen eine charakteristische Plasmaorganisation besitzen, und es wurde die Frage aufgeworfen, ob die verschiedenen Plamabereiche als Plasmastoffe bezeichnet werden dürfen. Nach dem

oben Dargelegten ist das wohl kaum mehr zulässig. Die Plasmabereiche des Ascidieneies müssen z. B. als komplexe Systeme aufgefasst werden, die in charakteristischer Weise aus Biosomen aufgebaut sind. Diese Systeme können durch Zentrifugierung wohl

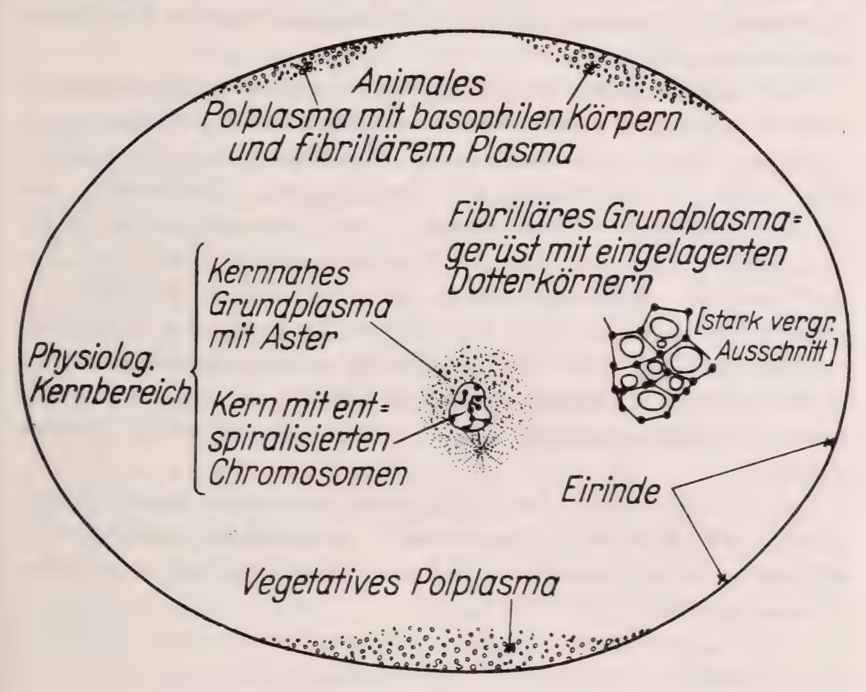


Abb. 1.

In diesem Schema sind die wichtigsten, deutlich unterscheidbaren Plasmabereiche angegeben. Das fibrilläre Grundplasmagerüst, in dem der Dotter eingelagert ist, enthält bei Tubifex deutlich sichtbare Chromidien, wie im stark vergrösserten Ausschnitt angedeutet. Vergl. das Organisationsschema des Seeigeleies nach Monné in Lehmann (1945), S. 82.

weitgehend gegeneinander verlagert, aber nur schwer auseinandergerissen werden. (Conklin, Ries).

Aehnliches dürfte für das Ei von Tubifex gelten (Abb. 1). Die Polplasmen besitzen eine besondere Struktur: einmal finden sich körnige, mikroskopisch gut sichtbare Elemente, die stark basophil

sind und dann vermutlich fibrilläre Elemente, die der Gallertbildung fähig sind. Ferner können die Polplasmen auch durch Zentrifugierung nicht mit dem Grundplasma gemischt werden. Es scheint, dass die Biosomen eines plasmatischen Systems untereinander starke „Affinitäten" (s. LEHMANN 1945, S. 29) haben und stets die Tendenz äussern, sich zu geschlossenen Komplexen zusammenzuschliessen.

Auf Grund dieser eigenen Befunde und derjenigen anderer Autoren insbesondere von MONNÉ möchte ich die *Arbeitshypothese* aufstellen, dass die verschiedenen Plasmabereiche des Tubifex-Eies (Abb. 1), die Rinde, der physiologische Kernbereich, das Grundplasma und die Polplasmen je eine charakteristische Biosomenstruktur besitzen. Für die Eier der Asciden, der Mollusken und auch der Amphibien dürfte diese Hypothese ebenfalls eine gewisse Wahrscheinlichkeit haben. Für die Rinde des Echinodermeneies und des Eies von Tubifex muss eine besondere Textur biosomatischer Elemente postuliert werden, da hier bestimmte entwicklungsphysiologisch aktive Felder nachgewiesen werden konnten.

So besteht heute kein Anlass, das morphogenetische Muster tierischer Eizellen auf „Plasmastoffe" zu beziehen, sondern dieses scheint in erster Linie getragen zu sein durch Gefüge von vitalen Elementargebilden, den Biosomen.

Eine Analyse dieser Strukturelemente, die bisher der optischen Untersuchung ihrer Kleinheit wegen unzugänglich waren, erscheint heute als möglich. Denn die Biosomen haben gerade die Dimensionen, die sich füt die elektronenoptische Untersuchung besonders eignen. Die experimentelle Forschung der kommenden Jahre wird erweisen müssen, welche Struktur die verschiedenen Typen von Biosomen besitzen.

Sind die Biosomen auch noch als vitale Gebilde anzusehen, so sind sie doch wahrscheinlich die kleinsten vitalen Einheiten. Bei ihnen sind vermutlich die physikalischen und die chemischen Eigenschaften im Vergleich zu den biologischen wohl besonders deutlich. Für die Biosomen ist in gewissen Fällen nachgewiesen worden, dass sie Träger oder Lenker bestimmter enzymatischer Leistungen sind. Das gilt für die Chromosomen der Neurospora (BEADLE u. a.), für die Mitochrondrien und auch die Chromidien (MONNÉ).

Die Lebensprozesse hängen ab von der geordneten Tätigkeit der Gefüge der Biosomen. Umgekehrt kann auch die Tätigkeit der Biosomen durch chemische Einflüsse von aussen her abgeändert werden. So erleidet z. B. das Gefüge der Biosomen bei Behandlung mit antimitotischen Stoffen charakteristische Veränderungen. Es sind mit Sicherheit wertvolle Einsichten über den Angriffspunkt chemischer Wirkungen in der Zelle zu erwarten, wenn es gelingt, die Reaktionen bestimmter Systeme z. B. auf Antimitotica schärfer zu erfassen. Hier verspricht die Kombination biochemischer und elektronenoptischer Methoden neue Einsichten.

Es ist zu vermuten, dass die Biosomen ebenso wie die Viren sehr nahe an der Grenze des Belebten und des Leblosen stehen. So wichtig ihre Erforschung auch sein wird, so wenig dürfen wir vergessen, dass erst die Integration verschiedener Systeme von Biosomen eine Zelle aufbaut, dass die Integration von zahlreichen Zellen zu Organen führt und die Integration von Organen zum höheren Organismus. Jede Integrationsstufe (s. Lehmann 1945, S. 370) hat ihre besonderen, emergenten Eigenschaften, die sich nicht ohne weiteres aus den Qualitäten der integrierten Einheiten ergeben. Deshalb darf von einer schärferen Erfassung der Biosomen und ihrer Leistungen keine allzu weitgehende Aufklärung für die höheren Organisationsstufen erwartet werden, die in vielem ihre Eigengesetzlichkeit haben.

LITERATUR

1938. Frey-Wyssling, A. *Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate.* Bornträger, Berlin.

1945. Lehmann, F. E. *Einführung in die physiologische Embryologie.* Birkhäuser, Basel.

1946. —— *Mitoseablauf und Bewegungsvorgänge der Zellrinde bei zentrifugierten Eiern von Tubifex.* Revue Suisse de Zool. 53, 1946.

1946. Monné, L. *Struktur- und Funktionszusammenhang des Protoplasmas.* Exper. 2, 153-159.

1931. Penners, A. *Vergleichende Entwicklungsmechanik.* Zool. Anz. Suppl. Bd. 5.

1938. Ries, E. *Grundriss der Histophysiologie.* Akad. Verlagsges. Leipzig.

1942. Raven, Chr. and Bretschneider, L. H. *The effect of centrifugal force upon the eggs of Limnaea stagnalis.* Arch. Néerl. Zool. 6.

Nº 10. **Werner Jenni**, Zürich. — Beziehung zwischen Geschlechtsverhältnis und Parasitierungsgrad einer in Drosophilalarven schmarotzenden Gallwespe (*Eucoila* sp.) Mit 2 Tabellen u. 1 Abbildung im Text.

Aus dem Zoolog.-vergl. anatom. Institut der Universität Zürich [1].

In die Larven verschiedener Drosophila-Arten legt eine kleine Cynipide der Gattung *Eucoila* (Beschreibung der Untergattung und Art folgen später) [2] ihre Eier. Eine Bevorzugung eines bestimmten Larvenstadiums ist nicht festzustellen, verpuppungsreife Larven werden jedoch weniger häufig mit Erfolg parasitiert. Der dem Ei entschlüpfte junge Parasit ernährt sich in den ersten Stadien der Entwicklung von Haemolymphe; der Wirt gelangt noch zur Verpuppung, gelegentlich kommt er noch über das Vorpuppenstadium hinaus, wird dann aber bis auf die Puppenhülle restlos aufgefressen. Nach einigen Tagen verpuppt sich auch die Wespenlarve und schlüpft bei 25°C. nach 18-21 Tagen aus (von der Eiablage an gerechnet), wobei die Männchen rund 1 Tag vor den Weibchen schlüpfen.

Aus einem Drosophilapuparium schlüpft immer nur eine Wespe. Sezierte Drosophilalarven (in den Versuchen handelt es sich immer um *D. melanogaster*) zeigten nun aber bei bestimmten Versuchsbedingungen (Tab. 1) bis 12 Eier pro Larve. Die Zahl der in eine Drosophilalarve abgelegten Eier hängt, wie viele Versuche ergaben, von der Zahl der eierlegenden Wespen und der Zahl der ihnen erreichbaren Drosophilalarven ab. Tab. 1 zeigt ferner, dass dieser Parasit bereits belegte Larven von unbelegten nicht unterscheiden zu können scheint. Dies steht im Gegensatz zum Verhalten anderer parasitischer Hymenopteren (z. B. *Trichogramma evanescens*, nach Salt 1939 u. a.). Sind jedoch alle Larven bereits mit einer grös-

[1] Für die Ueberlassung der Parasitenzuchten danke ich Herrn Dr. H. Gloor, Zürich, für die anregende Betreuung meiner Arbeit bin ich Herrn Prof. Dr. E. Hadorn, Zürich, zu herzlichem Dank verpflichtet.

[2] Für die Bestimmung der Gattung und für die Feststellung, dass es sich um eine wahrscheinlich noch unbeschriebene Art handelt, möchte ich Herrn Dr. Ch. Ferrière, Genf, bestens danken.

TAB. 1. — *Verteilung der Eier auf die Larven bei verschiedenem Parasitierungsgrad (L/W).*

Zahl der Eier	82L/2W ohne	60L/10W schwache	5L/10W starke Ueberinfektion	1L/10W
0	in 46 Larven	in 2 Larven		
1	» 33 »	» 27 »		
2	» 3 »	» 23 »		
3		» 7 »	in 2 Larven	
4		» 1 »		
5			» 2 »	
6			» 1 »	
.				
.				
.				
.				
12				in 1 Larve

seren Anzahl von Eiern belegt, erfolgt keine weitere Eiablage. Der Durchschnitt der pro Wespe überhaupt abgelegten Eier fällt bei zu geringer Wirtezahl. So beträgt z. B. dieser Durchschnitt beim Experiment mit schwachem Ueberinfektionsergebnis 10, er sinkt auf 1,2 für ein Experiment mit starker Ueberinfektion[1] trotz gleicher Expositionszeit.

Bei der Betrachtung der Geschlechtsverhältnisse in den verschiedenen Zuchten fiel auf, dass immer dort, wo viele Wespen auf relativ wenige Drosophilalarven angesetzt wurden, d.h. wo pro Wespe nur eine geringe Anzahl Larven zur Verfügung stand, der Prozentsatz an Weibchen in der Nachkommenschaft sich deutlich 100 näherte. Graphisch dargestellt ergab sich eine deutliche Korrelation zwischen dem zum Versuch angesetzten Larven/Wespen-Verhältnis (L/W) als Mass des Parasitierungsgrades und dem daraus resultierenden Geschlechtsverhältnis. „Ueberinfektion" wirkt offensichtlich zugunsten der Weibchen, d.h. sind in einer mit mehreren Eiern belegten Larve befruchtete Eier dabei, so setzt sich eben eines der Befruchteten durch. Es scheint, dass der biparental entstandene weibliche Organismus dem parthenogenetisch männlichen überlegen ist und ihn abzutöten vermag. Sind nur männliche Larven in Entwicklung,

[1] Wird von Parasiten derselben Art in einen Wirt mehr als 1 Ei gelegt, obwohl sich immer nur eines dieser Eier zum fertigen Parasiten entwickeln kann, spreche ich von „Ueberinfektion".

so setzt sich ebenfalls nur eine durch. Die übrigen werden immer in einem sehr frühen Larvenstadium ausgeschaltet, und dies interessanterweise bevor Nahrungsmangel oder Kontaktwirkung in Frage kommt. Dass nun bei Vorhandensein von Larven beiderlei Geschlechts sich die Weibchen durchsetzen, scheint deutlich auf Einwirkung und Elimination auf chemischem Wege hinzudeuten. Die genaue Feststellung der Ursachen dieser Elimination ist Gegenstand einer weitern Untersuchung.

Um die Resultate der „Ueberinfektion" sicher deuten zu können, wurde untersucht, welches Geschlechtsverhältnis bei praktisch ausgeschalteter Ueberinfektion auftreten würde. Frisch geschlüpften, von Männchen sofort befruchteten Weibchen wurden pro Tag 100 und mehr Larven vorgesetzt. Tab. 2 zeigt, dass keinerlei Regelmässigkeit in der Verteilung der beiden Geschlechter besteht,

Tab. 2. — *Geschlechtsverhältnis der Nachkommen nach Legetagen*

Tag	♀		♂	Total	♀		♂	Total	♀		♂	Total
1.	7	←	31	38	17	←	34	51	49	→	21	70
2.	27	→	16	43	48	→	32	80	23	→	20	43
3.	16	→	14	30	32	→	10	42	14	→	9	23
4.	9	←	27	36	9	→	6	15	8	←	11	19
5.	45	→	20	65	16	→	8	24	—		—	—
6.	16	→	4	20	5	→	3	8	—		—	—
7.	—		—	—	—		—	—	—		—	—
8.	—		—	—	—		11	11	—		—	—
Total	120		112	232	127		104	231	94		61	155

und dass die Vermutung, es könnten zuerst nur die befruchteten Eier und erst nach Aufbrauchen des Spermas die unbefruchteten Eier gelegt werden, hier nicht zutrifft. Gleichzeitig wird hier belegt, dass das Maximum der Eiablage nicht unbedingt am ersten Tage erfolgt.

Die Korrelation zwischen Parasitierungsgrad und Geschlechtsverhältnis wurde auch ersichtlich, wenn statt dem Ausgangsverhältnis (L/W) der resultierende Parasitierungsgrad der Gesamtzucht, d.h. die parasitierten Drosophilapuppen (P) in % aller Puppen (Pu) $\left(\frac{P. 100}{Pu}\right)$, auf der Abszisse aufgetragen wurden.

Beide Darstellungsarten haben dieselbe Fehlerquelle. Drosophilalarven, die während dem Versuch das Futter verlassen, werden von Wespen kaum je angestochen, ferner werden bei viel Futter immer

einige Larven sich im Nahrungsbrei den Wespen entziehen können. All diese Larven, die praktisch am Versuch nicht teilnahmen, verschieben in der graphischen Darstellung — bei L/W als Abszisse — den Versuchspunkt zu weit nach rechts, bei $\frac{P.100}{Pu\,(=L)}$ (es darf hier die Larvenzahl (L) der Puppenzahl (Pu) trotz Ausfällen gleichgesetzt werden) als

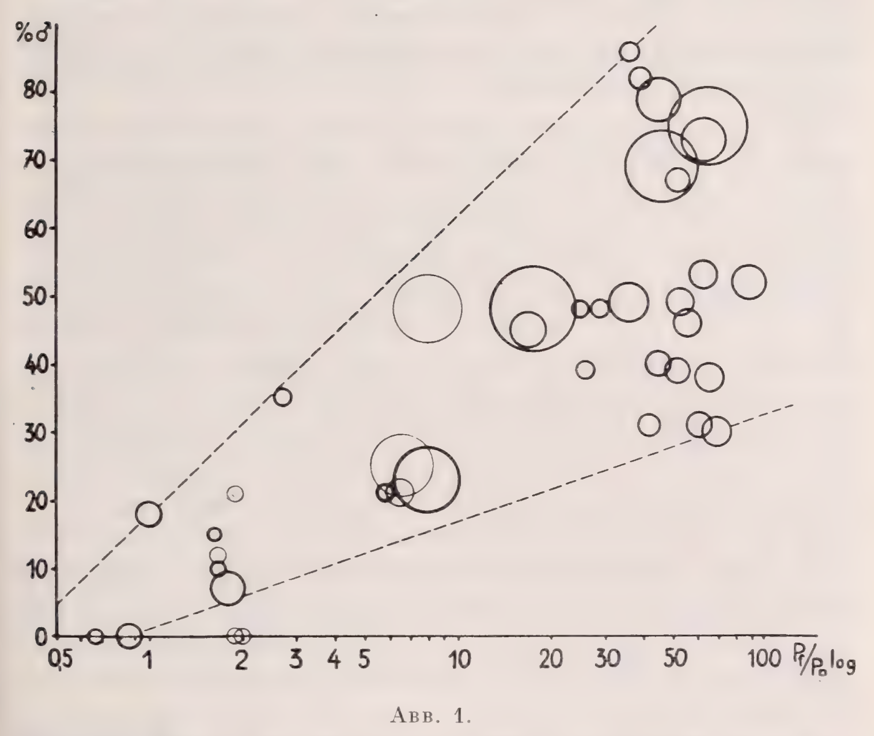


ABB. 1.

Korrelation zwischen Parasitierungsgrad (P_f/P_p, logarithmisch aufgetragen) und Geschlechtsverhältnis (♂ in % aller Parasiten).

P_f = Filialgeneration — P_p = Parentalgeneration der Parasiten

Abszisse, zu weit nach links. Da die Larvenzahl einmal im Zähler, das andere Mal im Nenner steht, kann diese bei der Auswertung ausgeschaltet werden. In Abb. 1 ist deshalb auf der Abszisse die Verhältniszahl der Nachkommen zu deren Eltern (P_f/P_p) aufgetragen, wobei P_p dem W und P_f dem P der beiden andern Parasitierungsgradmasse entspricht. Diese Darstellung hat auch gegenüber den ersten beiden den Vorteil, dass sie vom Momente an, wo praktisch Ueberinfektion nicht mehr auftritt, also keine Beziehung zwischen Parasitierungsgrad und Geschlechtsverhältnis mehr besteht, die Zahl der pro Parasit abgelegten Eier anzeigt und zwar auf der Abszisse als P_f/P_p, da angenommen werden darf, dass nun jedes

gelegte Ei sich ohne Konkurrenz entwickeln kann. Hingegen muss das L/W hier immer noch mit in Betracht gezogen werden.

Folgende Fehlerquellen bleiben trotzdem bestehen: Erstens gelangen nicht alle Larven zur Verpuppung, die Ausfälle sind aber prozentual nicht grösser als bei unparasitierten Kontrollzuchten. Zweitens können von den Puppen einige absterben, bevor festgestellt werden kann, ob sie parasitiert waren oder nicht, und drittens kann ein Parasit absterben, bevor dessen Geschlecht festgestellt werden kann. Es ist aber anzunehmen, dass sich diese Ausfälle zufallsmässig auf die beiden Geschlechter verteilen, da kein Anhaltspunkt für das Gegenteil festgestellt werden konnte.

Bei den Experimenten wurden als Eltern immer Weibchen verwendet, die noch nie Eier gelegt hatten, meist frisch geschlüpfte. Als Larven wurden alle Altersstadien vorgesetzt, ausgenommen verpuppungsreife. Die Wespen wurden meist 24 Stunden auf der Larvenzucht belassen, in einigen Fällen weniger lang, in andern länger. Die Zuchttemperatur wurde im Thermostaten immer auf 25 ± 1° C. gehalten. Die Expositionszeit kann in der Darstellung vernachlässigt werden, da Eier, die nach einigen Stunden in bereits belegte Larven eventuell noch nachträglich gelegt würden, nicht mehr wirksam sein können, d.h. das Resultat der Ueberinfektion nicht mehr beeinflussen. Eine Minimalzeit muss selbstverständlich eingehalten werden, Versuche mit kleiner L/W-Zahl können jedoch aus den oben erwähnten Gründen früher abgebrochen werden als solche mit grösserer L/W-Zahl, d.h. ein Experiment mit einem Ausgangsverhältnis von Larven zu Wespen wie 1: 1 (im Exp. 70/70) kann schon nach zweistündiger Exposition zu 100% Weibchen führen. Versuche, die darlegen sollen, welchen Vorsprung des unbefruchteten Eies ein befruchtetes Ei noch einzuholen vermag, d.h. innerhalb welcher Zeitspanne Ueberinfektion erfolgen muss, um noch wirksam zu sein, sind im Gange. Die Frage, ob in bereits belegte Drosophilalarven vielleicht nur noch befruchtete Eier gelegt werden, kann noch nicht entschieden werden.

In der Darstellung ist das Gewicht des Versuches wiedergegeben in der Grösse der Kreise, deren Radius dem vierten Teil der Quadratwurzel aus der im Versuch auftretenden Parasitenzahl entspricht. Versuche, bei denen weniger als 10 Parasiten auftraten, wurden in der Darstellung nicht berücksichtigt, ebenso solche mit mehr also 20% Ausfällen.

Alle Larven aus den Versuchen, die in der Tabelle oberhalb des Abszissenpunktes 20 liegen, sind mit grosser Wahrscheinlichkeit nicht überinfiziert, die kleinen Kreise stammen aus Versuchen mit 1 Weibchen, dem genügend Larven (L/W 60-200) zur Verfügung standen. Die grossen Kreise stellen Resultate dar aus Versuchen mit mehreren Weibchen, die Prozentsätze an Männchen liegen sehr

hoch, allerdings noch innerhalb des Streuungsbereiches der „Ein-Weibchen-Versuche". Hier mögen aber wenige unbefruchtet gebliebene Weibchen das Verhältnis etwas zugunsten der Männchen verschoben haben. In der Ueberinfektionszone, die ungefähr vom Abszissenpunkt 20 an gegen 0 hin liegt, spielt dies eine geringere oder gar keine Rolle mehr, da diese unbefruchteten Eier meist nicht zur Entwicklung gelangen können. Die stark ausgezogenen Kreise sind Versuchsergebnisse mit 0-10% Ausfällen, die schwach ausgezogenen solche mit 10-20%. Eine hier nicht wiedergegebene ausführliche Tabelle, in der sämtliche gemachten über 100 Versuche, ungeachtet aller Fehlerquellen und kleinen Versuchsabänderungen, eingetragen wurden, zeigte dieselbe Korrelation mit nur wenig grösserer Streuung. Da sich die Männchenzahlen bei ausgeschalteter Ueberinfektion zwischen 30% und 86% bewegen, also ausserordentlich breit streuen, können die erwähnten Fehlerquellen weitgehend vernachlässigt werden.

Auf die interessante Frage, ob „Ueberinfektion" in der freien Natur auch auftritt, und welche Wirkung sie auf das biologische Gleichgewicht zwischen Wirt und Parasit haben könnte, kann hier nicht eingegangen werden.

Mit „Ueberinfektion" habe ich hier immer einen Typus oder Sonderfall des Superparasitismus (Begriff verwendet nach Smith, 1916) bezeichnet, bin mir aber bewusst, dass ich diesen Begriff vielleicht wieder fallen lassen muss. Es sind zahlreiche Fälle von „echtem" Superparasitismus bekannt (z. B. bei Hymenopteren, Strepsipteren, nach Vandel 1932 u. 1935 u. a.), die sich vom Eucoila-Fall darin unterscheiden, dass regelmässig mehrere Parasiten innerhalb eines Wirtes zur vollen Entwicklung kommen. Wenn in solchen Fällen eine starke „Ueberinfektion" erfolgt, d.h. wenn der Parasit zu viele Eier in den Wirt legt, verschiebt sich das Geschlechtsverhältnis zugunsten der Männchen. Dieses Phaenomen findet darin seine Erklärung, dass die Weibchen infolge Nahrungsmangel in dem übervölkerten Wirt stärker eliminiert werden als die weniger anspruchsvollen Männchen. Beim Eucoila-Fall liegen die Verhältnisse, wie gezeigt wurde, grundsätzlich anders, weil stets nur ein Parasit zur vollen Entwicklung gelangt, ihm also normalerweise ein genügendes Nahrungsangebot zur Verfügung steht. Die Entscheidung, welches Geschlecht

zur Entwicklung kommt, wird nicht durch Raum- oder Nahrungsverhältnisse bestimmt, sondern durch einen geschlechtsdimorphen Unterschied, der in einer frühen Entwicklungsphase zugunsten der Weibchen wirkt.

Ein Effekt zugunsten der Männchen kann jedoch auch bei *Eucoila* mit Nahrungsmangel erreicht werden. Derselbe Parasit kann auf der relativ sehr kleinen *Drosophila busckii* gezüchtet werden. Es resultieren fast ausschliesslich Männchen, die zudem sehr klein sind. Die selten zur vollen Entwicklung gelangenden Weibchen sind wohl infolge Nahrungsmangel meist steril, ein Effekt, der auch bei Zuchten auf grösseren Arten auftreten kann, wenn zu wenig Futter für den Wirt vorhanden ist, und dieser sich als „Zwerg" verpuppt. Die weiblichen Parasiten werden bei Ueberinfektion auch hier primär das Rennen gewinnen, aber nur in wenigen Fällen zur vollen Entwicklung gelangen, meist jedoch absterben. Besteht somit in einer Zucht Futtermangel für den Wirt, so verteilen sich die Verluste im Versuche nicht mehr zufallsmässig auf beide Geschlechter, sondern treffen vornehmlich die Weibchen. Der Effekt ist eine Verschiebung im Geschlechtsverhältnis zugunsten der Männchen, hat jedoch, wie ausgeführt wurde, mit dem Parasitierungsgrad nichts zu tun.

Zusammenfassung:

1. Bei einer in Drosophilalarven parasitierenden Cynipide (*Eucoila* spec.) zeigt sich, dass, auch bei Ueberinfektion, stets nur ein Parasit im Wirte sich voll entwickelt und ausschlüpft.
2. Es besteht eine ausgesprochene Korrelation zwischen dem initialen Parasitierungsgrad und dem resultierenden Geschlechtsverhältnis innerhalb der Ueberinfektionszone.
3. Bei „Ueberinfektion" entwickeln sich in den Zuchten vornehmlich bis ausschliesslich weibliche Wespen.

N° 11. R. Matthey, Lausanne. — Les chromosomes sexuels des Plécoptères (V). *Perla abdominalis* (Burm.), *P. baetica* Rambur, *P. bipunctata* Pict.

J'ai terminé cette année mes investigations cytologiques sur les *Perla* indigènes. Voici les données obtenues par l'analyse des trois espèces qu'il me restait à étudier.

P. bipunctata Pict.	2N = 21	Digamétie mâle	**X —O**
P. baetica Ramb.	2N = 26	» »	X_1—X_2
P. abdominalis Burm.	2N = 26	» »	X_1—X_2

P. bipunctata, souvent confondue avec *P. maxima*, se distingue chromosomiquement de celle-ci par le nombre des chromosomes (21 au lieu de 19). Il est aisé de montrer que deux éléments métacentriques de *P. maxima* correspondent à quatre acrocentriques de *P. bipunctata*. La différence est donc d'ordre robertsonien.

P. baetica, très voisine de *P. cephalotes* Curt., ne s'en distingue pas cytologiquement. Des deux couples d'espèces jumelles que représentent respectivement *maxima/bipunctata* et *cephalotes/baetica* le second, contrairement au premier, n'est pas différencié à l'échelle chromosomique. *P. abdominalis*, placé par les systématiciens au voisinage de *P. maxima*, nous apparaît au contraire tout proche du groupe *cephalotes/baetica* par sa constitution chromosomiale.

Nous publierons prochainement, en collaboration avec J. Aubert, un travail d'ensemble sur les chromosomes des Plécoptères, dans le *Bulletin biologique de France et de Belgique.*

No 12. F. Baltzer. — Weitere Beobachtungen an merogonischen Bastarden der schwarzen und weissen Axolotlrasse. Mit 5 Textabbildungen.

Das Material, über dessen weitere Untersuchung hier berichtet wird, wurde schon 1941 hergestellt und damals kurz, jedoch ohne Bilder, veröffentlicht (Baltzer 1941). Der Gang des Experiments ist in Abb. 1 dargestellt und vollzieht sich in zwei Etappen.

1. Es wurde ein Weibchen der reinen schwarzen Rasse mit einem weissen Männchen gekreuzt. Von den abgelegten Eiern wurden 213 Stück weitergezüchtet, davon 23 für das Entkernungsexperiment, die restlichen 190 als Kontrolle verwendet. 189 Kontrollkeime wurden zu Larven vom schwarzen Typus, ein Keim zu einer weissen Larve. Das Muttertier war also zweifellos ein reinrassiges schwarzes Tier, während der eine weisse Nachkomme unerklärt bleibt. Im folgenden wird der Faktor für den schwarzen Typus mit S, derjenige für den weissen Typus mit w bezeichnet. S dominiert über w. Heterozygote Sw-Tiere sind also schwarz. Das genannte Muttertier hat die Genformel SS, der weisse Vater ww.

Die Eier werden kurz nach der Befruchtung abgelegt. Die Entkernung geschah nach der von Stauffer verbesserten Curryschen Methode erst 2½-3 Stunden nach der Eiablage (Abb. 1a und b) durch Absaugen des mütterlichen Vorkerns (Stauffer 1945, Curry 1931, 1936). Damit wurde die Rentabilität der Methode sehr erheblich gesteigert. Von den 23 operierten Eiern durchliefen 13 normal oder fast normal die ersten Furchen, also rund 50%, während die Rentabilität der ursprünglichen Curryschen Methode nur etwa 3% betrug.

Von den 13 die Entwicklung normal beginnenden operierten Keimen waren trotzdem 8 in der Gastrulation gehemmt. Die richtig entkernten Keime sind haploid und haben das Eiplasma von der schwarzen Mutter, den haploiden Kern aber vom weissen Vater. Sie werden im folgenden als (S)w geschrieben. Die haploide Chromosomenzahl bei Axolotl beträgt 14.

2. Sechs der genannten (S)w-Gastrulen wurden (jeweilen nach Vitalfärbung mit Nilblausulfat) als Implantatspender benützt

(Abb. 1c und e). Die Restkeime, die nach Entnahme der Implantate übrig blieben, wurden auf ihre Haploidität kontrolliert (s. STAUFFER

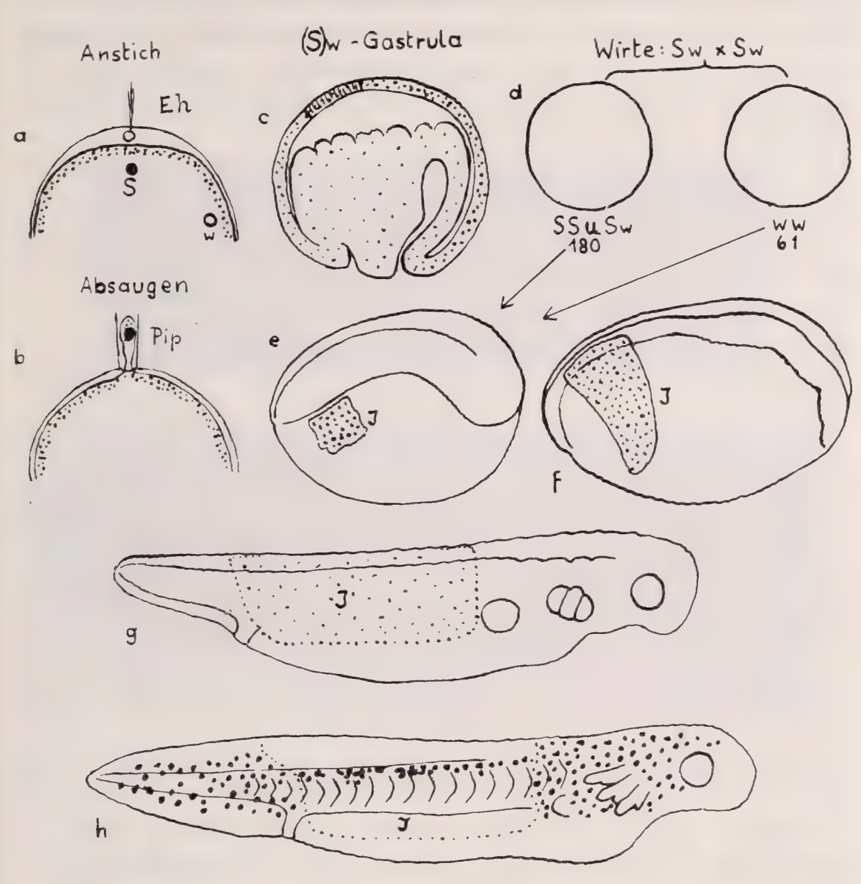


ABB. 1. — Gang des Experiments.

a) Anstich der Eimembran (Eh) mit Glasnadel. S = mütterlicher Vorkern, *w* = Spermakern. Zwischen Eihaut und Ei II. Richtungskörper. Alle Kerne im Verhältnis viel zu gross.

b) Absaugen des Plasmabereichs mit dem mütterlichen Vorkern. Pip = aufgesetzter Endteil der Pipette.

c) Haploide (androgenetische) Gastrula mit Plasma der schwarzen, haploidem Kern der weissen Rasse. Mit Nilblausulfat vitalgefärbt.

d) Mendelsche Spaltung unter den Wirten.

e) Implantation.

f) *g*) Heranwachsen des Implantats während der Embryonalentwicklung.

h) Implantatbereich in der pigmentierten Larve. Die Bilder *e-h* beziehen sich auf das Experiment SW V. 7.12.1., zu dem auch Abb. 2, 3 und 5 gehören. I = Implantat.

1945, S. 246, Serie SW.V). Auch die gehemmten Gastrulen sind gute Implantatspender.

Als Wirte dienten junge Neurulen eines schwarzen Elternpaares. Wie die Nachkommen bewiesen, waren beide Eltern heterozygote Sw-Tiere (Abb. 1d). Ihre Nachkommenschaft bestand aus 180 schwarzen und 61 weissen Individuen, zeigte also die typische monohybride Mendelsche Spaltung. Der Versuch mit den merogonischen (S)w-Implantaten war somit mit einer Mendelschen Spaltung des gleichen Merkmalpaares bei den Wirten verbunden.

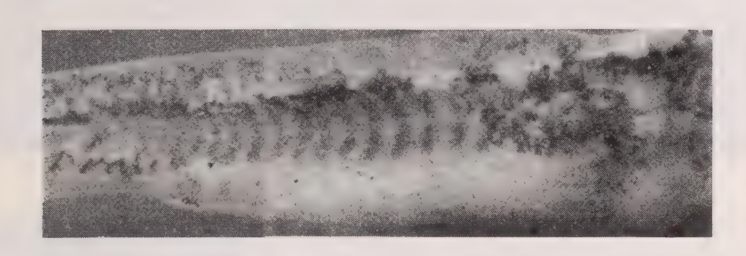
Der Färbungsunterschied zwischen den beiden Rassen ist an den Neurulen noch nicht vorhanden, sondern stellt sich erst bei den jungen Larven ein und besteht dann in einer sehr verschiedenen Zahl und Verbreitung der dunkeln Melanophoren: bei der Larve vom schwarzen Typus wird der ganze Rumpf von der Rückenmediane bis zur Bauchseite (bis zur ventralen Seitenlinie) von zahlreichen dunkeln [adepidermalen] Melanophoren besiedelt und auch der dorsale Flossensaum wird reich pigmentiert. Bei der weissen Rasse dagegen sind die dunkeln Melanophoren weniger zahlreich und auf einen schmalen medianen Rückenstreifen beschränkt. Sie reichen hier kaum über die mittlere Seitenlinie hinaus. Auch der dorsale Flossensaum bleibt melanophorenfrei.

Die geringe Pigmentierung der weissen Rasse beruht, wie von Du Shane 1935 und anderen Autoren nachgewiesen wurde, n i c h t a u f e i n e m F e h l e n d e r M e l a n o p h o r e n selbst, sondern darauf, dass in der E p i d e r m i s der weissen Rasse ein Stoff (wahrscheinlich eine Oxydase) fehlt oder nur in geringem Grad gebildet wird, der den prospektiven, noch farblosen Melanophoren, die der Epidermis von innen dicht anliegen, die Melaninbildung ermöglicht. Da man an den Neurulen den Pigmentierungstypus noch nicht erkennen konnte, erfolgte die Wahl der Wirte für die Implantate nach Zufall: es gelangten merkwürdigerweise nur 4 (S)w-Implantate in später schwarze und 9 in später weisse Wirte (Abb. 1e).

3. In den schwarzen Wirten zeichnet sich, sobald die Phase der pigmentierten Larve erreicht ist, das (S)w-Implantat als heller Fleck von weissem Färbungstypus ab (Abb. 1h). Seine Lage und Grösse entspricht derjenigen des Implantats, das bis kurz vor der Pigmentierung an der blauen Vitalfarbe erkannt werden konnte

(Abb. 1g). Bei den weissen Wirten ist jedoch das Implantat, weil es selbst auch den weissen Typus hat, nicht mehr erkennbar.

Die Larven mit den Implantaten wurden teilweise bis zur Anlage mit Hinterbeinknospen (Harrison, Stad. 45) gezüchtet. Der weisse Typus des Implantatbereichs scheint sich dabei unverändert zu erhalten (Abb. 2a und b). Allerdings ist die Frage,



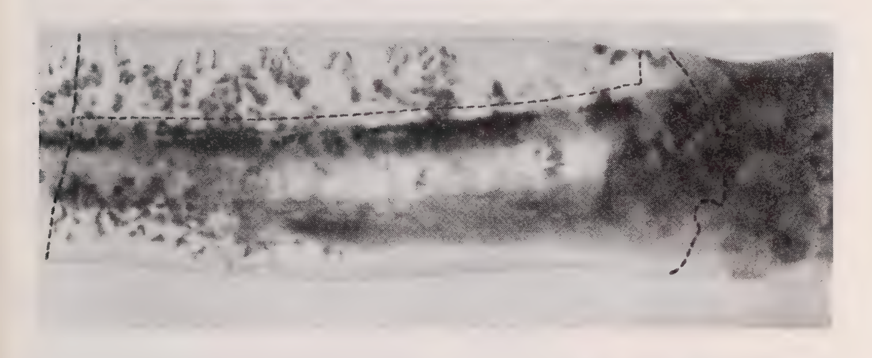


Abb. 2. — Ansichten der Implantatseite. Schwarzer Wirt, weisses Implantat. Photographien nach dem Leben.

a) Alter der Larve 12 Tage. Vergrösserung 10 fach.

b) 24 Tage. Vergrösserung 10 fach. In Abb. 2*b* sind die Grenzen der am fixierten und gefärbten Tier (Hämalaun) abpräparierten Hautstücke eingezeichnet, deren Mitosen in Abb. 3 eingetragen sind. Die Larve wurde am 43. Tag fixiert.

ob nicht geringe Abweichungen vorkommen, schwer genau zu beantworten, da bei den rein weissen Larven die Ausbreitung der Melanophoren ziemlich verschieden sein kann.

4. Nach der Fixierung wurden die Tiere am Stück mit Hämalaun oder nach Feulgen gefärbt und ihnen dann die Epidermis abgezogen. Sie lässt sich bei einiger Uebung am Rumpf in drei grossen Stücken abheben: in zwei Stücken der rechte und linke Bereich des Rumpfes, von der Basis des Flossensaums bis auf die Bauchseite,

als drittes Stück der Flossensaum selbst. Diese Stücke wurden zu flachen Totalpräparaten unter Deckglas weiter verarbeitet. Da die adepidermalen Melanophoren der Epidermis dicht anliegen, kommen sie — wenigstens zum allergrössten Teil — mit in das Flächenpräparat, sodass an ihnen auch die Topographie der Pigmentierung noch erkennbar ist. Vor allem aber sind diese Präparate auf Mitosen und Kerngrössen untersuchbar.

An Hand dieser Epidermispräparate und der beiden zytologischen Kriterien können die haploiden Implantatbereiche nun auch in den weissen Wirten ziemlich genau abgegrenzt werden. In Abb. 3 ist dies für das Implantat und die angrenzenden diploiden

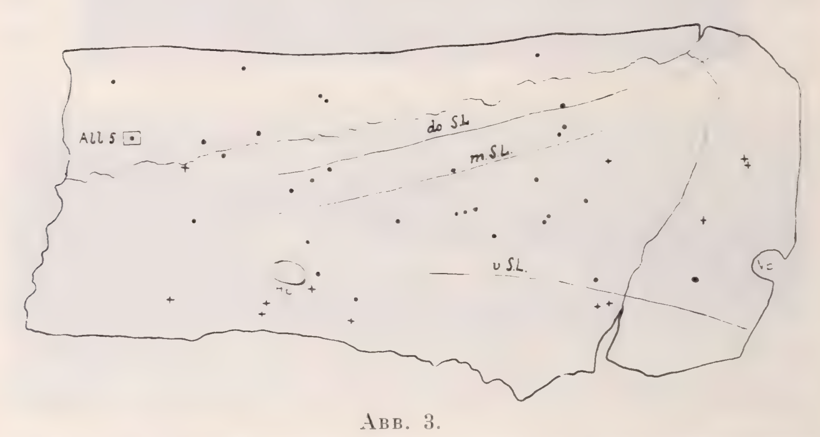


Abb. 3.

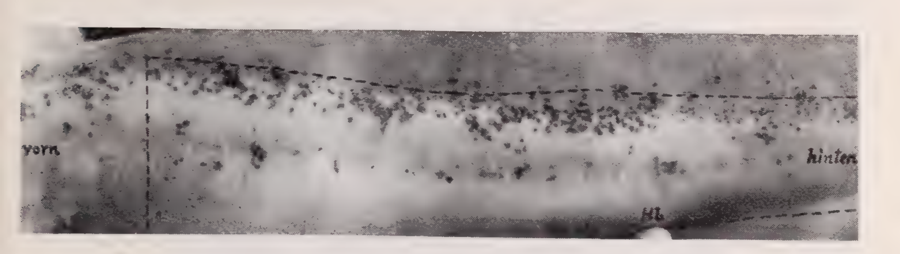
Hautbereiche der Implantatseite des Tieres von Abb. 2 mit eingezeichneten Mitosen. Punkte = haploide, + = diploide Mitosen. —— do.S.L., m.S.L., v.S.L. = dorsale, mittlere, ventrale Seitenlinie. Hb = Hinterbeinknospe. Vb = Ansatzstelle des Vorderbeins. Vergrösserung: 8 fach.

Wirtsbezirke des schon in Abb. 2a und b dargestellten Falles mit schwarzem Wirt geschehen, wobei die haploiden Mitosen des Implantats mit runden Punkten, die diploiden Mitosen der Wirtsepidermis mit Kreuzen eingetragen sind.

In Abb. 4a — c ist dasselbe für einen weissen Wirt durchgeführt; 4b: photographische Aufnahme der lebenden Larve vor der Fixierung, 4c: abgezogene Haut mit (zu gross) eingetragenen Mitosen, 4a Implantatskizze.

Die Abgrenzung der Implantate auf Grund der haploiden Epidermismitosen und der Kerngrösse entspricht in allen Fällen weitgehend der Ausbreitung des vitalgefärbten Implantats im

alten Embryo. Sie entspricht bei den schwarzen Wirten auch weitgehend der Pigmentgrenze zwischen weissem und schwarzem Areal. Man vergleiche hiefür Abb. 2b und 3. Immerhin macht die



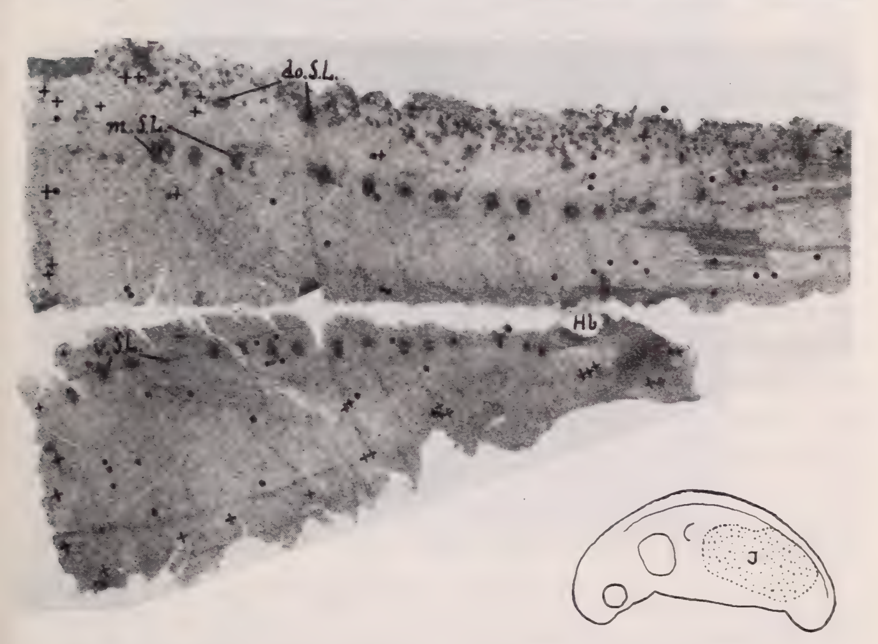


Abb. 4. — (Exp. SW V. 10.22.1) Weisser Wirt, weisses Implantat.

a) Skizze des Implantats 3 Tage nach Operation.

b) Photo nach der fixierten 66 Tage alten Larve, Kiemen und Vorderbeine abgeschnitten. Hb = Hinterbeinknospe.

c) Gefärbte Epidermis des Rumpfbereichs der Implantatseite mit eingetragenen Mitosen, Punkt = haploid, + = diploid. Der Umriss des grösseren Hautstücks ist in Abb. 4*b* eingezeichnet. Man findet in beiden Bildern die entsprechenden Melanophorengruppen, in Abb. *c* ausserdem die Sinnesknospen der Seitenlinien. do. S.L., m.S.L., v.S.L. = dorsale, mittlere, ventrale Seitenlinie. Der dorsale Flossensaum enthält keine haploiden Mitosen. Vergrösserung bei *b*) und *c*): 9-10 fach.

lockere Verteilung der Melanophoren die Verfolgung dieser Grenze manchmal schwierig.

5. Nach allen diesen Ergebnissen ist die Kernbedingtheit des Pigmentierungstypus sowohl für die Implantate in den schwarzen, wie für diejenigen in den weissen Wirten bewiesen. Sie war zu erwarten, da es sich um ein als Gen im Kern lokalisiertes mendelndes Rassenmerkmal handelt. Diese Erwartung wurde ausser durch die Implantate durch eine (S)w-Larve bestätigt, die als ganzes Tier bis zur Pigmentierung gezüchtet werden konnte und weissen Typus hatte (Baltzer 1941, S. 170, Stauffer 1945, S. 292). Ausserdem haben inzwischen Humphrey und Fankhauser (cf. Fankhauser 1945, S. 38, 62) ein (w)S-Tier von schwarzem Typus erhalten.

Die weissen Implantate in den schwarzen Wirten beweisen gleichzeitig, dass der genetisch durch die (S)w-Konstitution bedingte Färbungstypus durch den schwarzen Wirt bei jungen Larven überhaupt nicht oder bestenfalls nur in geringem Grade beeinflusst wird. Dies steht in Uebereinstimmung mit den Feststellungen Du Shane's und Rosins an diploiden Implantaten (Du Shane 1935, Rosin 1943).

6. Auf die Kerngrössen sei hier nur beiläufig eingegangen. Der Unterschied in den Kerngrössen der Implantat- und der Wirtsepidermis ist immer sehr deutlich. Ebenso deutlich ist auch, dass die Zellen der epidermalen Sinnesknospen der Seitenlinien im Implantat die gleiche Kerngrösse haben wie im Wirt, was zu erwarten ist, da das Material der Seitenlinie vom Kopf her in den Rumpf einwandert (Harrison, Stone), also hier auch auf der Implantatseite diploiden Charakter hat.

7. Von besonderem Interesse sind einige Details an 2 dorsalen Flossensäumen, deren Epidermis auf der einen Seite merogonisch-weiss, auf der Gegenseite diploid-schwarz ist. In Abb. 5a und b ist ein rechteckiges Stück eines solchen Flossensaumes des Tieres von Abb. 2 wiedergegeben (über seine Lage vergl. Abb. 3). Die beiden Bilder 5a und b sind eine Hoch- und eine Tiefaufnahme der gleichen Flossensaumstelle, wobei die Hocheinstellung die haploide, die Tiefeinstellung die diploide Epidermis wiedergibt. Die in beiden Bildern fast gleichen unscharfen dunkeln Flecke sind die Kerne der zwischen den beiden Epidermen liegenden äusserst dünnen Mesenchymschicht.

Die Kerngrössenunterschiede in den beiden Epidermisschichten sind hier besonders auffällig. Der grosse Unterschied ist nicht nur eine Folge des verschiedenen Kernvolumens, sondern auch der

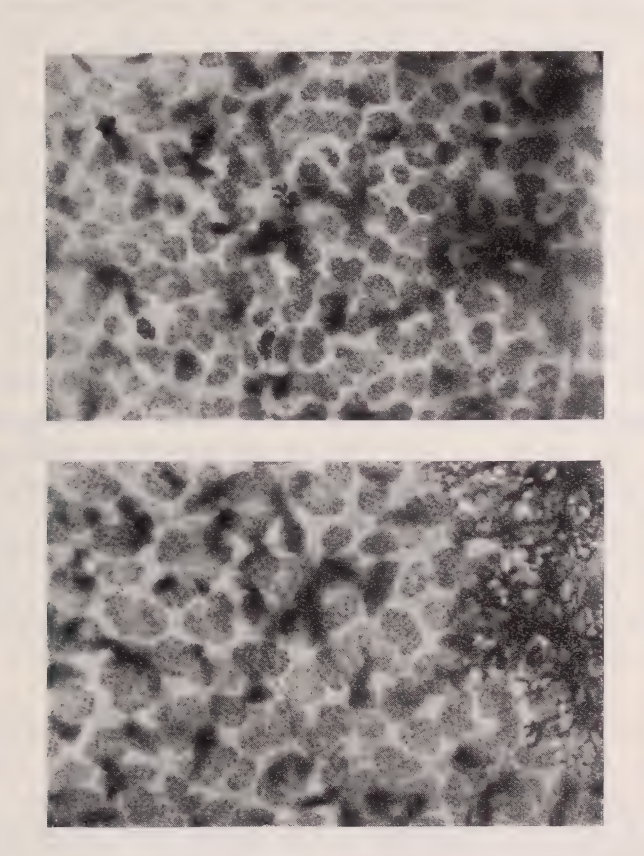


ABB. 5. — Photographien eines Stücks des fixierten und gefärbten Flossensaumes von Tier 7.12.1 (Lage in Abb. 3 angegeben).
a) Aufnahme mit Hocheinstellung = haploide Epidermis mit 3 Mitosen in der linken Hälfte des Bildes.
b) Tiefeinstellung = diploide Epidermis mit 2 Melanophoren. Vergrösserung: 250 fach.

Kernform, denn die diploiden Kerne sind in der niedrigen Epidermis des Flossensaumes stärker abgeflacht als die haploiden Kerne.

Die Mesenchymschicht zwischen den beiden Epidermen ist von grossen Melanophoren besiedelt. Diese haben jedoch ihre zahlreichen Ausläufer nur an die „schwarze“ Epidermis vorgetrieben

und dort flächenhaft ausgebreitet. An die gegenüberliegende (S)w-Epidermis gehen praktisch überhaupt keine Ausläufer, auch keine ungefärbten, dies obschon der Raum zwischen den beiden Epidermisschichten äusserst schmal ist. In den Flächenpräparaten ist der Durchmesser der Mesenchymschicht rund 20 μ; die ausgebreiteten Melanophoren dagegen haben einen Durchmesser bis zu 60 μ. Ausserdem liegt der kernhaltige zentrale Teil der Melanophoren der merogonisch-weissen Epidermis oft näher als der diploiden schwarzen Epidermis. Offenbar besitzen diese Melanophoren zur Epidermis der schwarzen Rasse eine positive, gegenüber der weissen Epidermis aber eine ausgesprochen negative Affinität. Aehnliche Beobachtungen über dieses auffallende gegensätzliche Verhalten hat ROSIN (1943, S. 555) bei epidermalen Molchimplantaten auf weissen Axolotllarven gemacht.

Neben den typischen ausgebreiteten Melanophoren findet man im Mesenchym zahlreiche Zellen mit kleineren farblosen Ausläufern. Wir dürfen sie wohl teilweise als potenzielle Melanophoren ansprechen. Wenn diese Deutung richtig ist, zeigt die Farblosigkeit dieser Zellen besonders deutlich den reinen Kontaktcharakter des melanin-induzierenden Hautstoffes. Denn er wirkt auch durch die äusserst dünne Mesenchymschicht des Flossensaumes nicht frei hindurch, sondern beschränkt seine Wirkung auf diejenigen Melanophoren, deren Ausläufer die Epidermis direkt berühren.

8. Die weitgezüchteten Wirtslarven geben endlich auch einen gewissen Aufschluss über die Wachstumsfähigkeit der haploiden Implantate im rasseverwandten Wirt. Haploide Ganzlarven haben ein herabgesetztes Wachstum (vergl. insbesondere die Zusammenfassung FANKHAUSERS 1945). Bei den hier vorliegenden Larven, wo die haploide Haut sich auf einem diploiden Wirt befindet, kann das Wachstum des haploiden Bereichs einen nahezu oder ganz normalen Grad erreichen. Dies lässt sich ausser an der Ausbreitung der Implantate in den Embryonalstadien (vgl. Abb. 1 e-h) besonders klar an der Formbildung und der Mitosenzahl der Flossensäume älterer Larven ablesen, wenn dieser eine haploide und eine diploide Epidermiswand besitzt. Der Flossensaum ist in diesem Fall schwach nach der Implantatseite gekrümmt, was auf ein etwas geringeres Flächenwachstum dieser Seite hin deutet. Die Krümmung ist aber nur gering. Gemessen an der Zahl der Mitosen steht das Wachstum

der haploiden Epidermis derjenigen der diploiden nicht nach. Im Fall der Abb. 5a und b beträgt die Mitosenzahl auf der haploiden Seite ein Mehrfaches von derjenigen der diploiden Seite.

LITERATURVERZEICHNIS

1941. Baltzer, F. *Ueber die Pigmentierung merogonisch haploider Bastarde zwischen der schwarzen und weissen Axolotlrasse.* Verh. Schweiz. nat. Ges. Basel.

1931. Curry, H. A. *Methode zur Entfernung des Eikerns bei normal befruchteten und bastard befruchteten Triton-Eiern durch Anstich.* Rev. Suisse Zool. 37.

1936. —— *Ueber die Entkernung des Triton-Eies durch Absaugen des Eiflecks und die Entwicklung des Tritonmerogons Triton alpestris* (♀) × *Triton cristatus* ♂. Roux' Arch. 134.

1935. Du Shane, G. P. *An experimental study of the origin of pigment cells in Amphibia.* J. exp. Zool. 72.

1945. Fankhauser, G. *The effects of changes in chromosome number on amphibian development.* Quart. Rev. Biol. 20.

1943. Rosin, S. *Experimente zur Entwicklungsphysiologie der Pigmentierung bei Amphibien.* Rev. Suisse Zool. 50.

1945. Stauffer, E. *Versuche zur experimentellen Herstellung haploider Axolotl-Merogone.* Rev. Suisse Zool. 52.

N° 13. **Georges Anders.** — L'effet pléiotrope de la mutation «*Lozenge-clawless*» chez *Drosophila melanogaster.* Avec 2 figures dans le texte.

Institut zoologique de l'Université de Zurich [1].

La mutation « *lozenge-clawless* » (lz^{cl}) est apparue en 1945 au cours d'expériences qui, faites par le professeur Hadorn, comportaient le traitement *in vitro* d'ovaires larvaires de Drosophile par des substances chimiques. Cette mutation appartient à la série des allèles « l o z e n g e » situés au chromosome X de *Drosophila*

[1] Je tiens à remercier le professeur Hadorn pour les conseils qu'il a bien voulu me donner au cours de cette étude.

melanogaster, au lieu 27,7. En général le facteur « l o z e n g e » se caractérise au phénotype par une lésion anatomique des yeux, accompagnée chez certains allèles d'un changement de couleur, par l'absence plus ou moins complète des spermathèques et des parovaires et souvent par la stérilité des femelles homozygotes. La mutation lz^{cl} a des yeux d'un brun ambré, en forme d'amande et sans facettes. Ses autres caractères correspondent au phénotype classique « l o z e n g e ».

Lorsque nous avons entrepris l'étude de ce gène, nous avons été impressionnés par la mortalité très élevée des individus lz^{cl}. En effet, un grand nombre ne survivent que peu de temps après leur sortie de la pupe. Nous avons trouvé par la suite que ce phénomène est l'expression d'une particularité morphologique: une lésion anatomique des éléments prétarsiens. D a n s n o t r e m u t a t i o n lz^{cl} on peut observer une rudimentation extrême des griffes, d'où son nom de « *l o z e n g e - c l a w l e s s* » (HADORN et ANDERS, 1946). Fig. 1.

La fréquence de manifestation de cette défectuosité est de 100% chez lz^{cl}.

La première question qui se posait était de savoir s'il existait un rapport entre le degré de réalisation de ce caractère et les autres manifestations de l'ensemble pléiotrope. Comme terme de comparaison nous nous sommes servis d'un allèle lz provenant d'un stock lz ClB du Californian Institute of Technology. (Nous l'avons reçu de l'Institut de Biologie physico-chimique à Paris.) Cette mutation lz présente une altération de l'œil beaucoup moins accusée que celle de lz^{cl}. La couleur des yeux est rouge. Parmi quarante individus lz examinés, nous n'avons noté l'absence de griffes que dans quinze cas.

Ensuite nous avons, à partir d'une femelle lz ClB croisée à un mâle lz^{cl} réalisé le compound lz lz^{cl}. Chez ces individus le phénotype des yeux se rapproche beaucoup plus de celui de lz (couleur rouge) que de celui de lz^{cl}. Quant aux griffes, nous avons examiné avec soin vingt femelles lz lz^{cl}, elles en étaient toutes munies, quoique différemment; tandis que, parmi vingt mâles issus des mêmes cultures et hémizygotes pour lz, sept exemplaires n'en portaient à aucune extrémité. D a n s c e s d e u x c a s

[1] *Drosophila Information Service*, n° 20.

en présence, où lz est un allèle beaucoup plus faible que lz^{cl}, il semble donc y avoir une corrélation entre le degré de manifes-

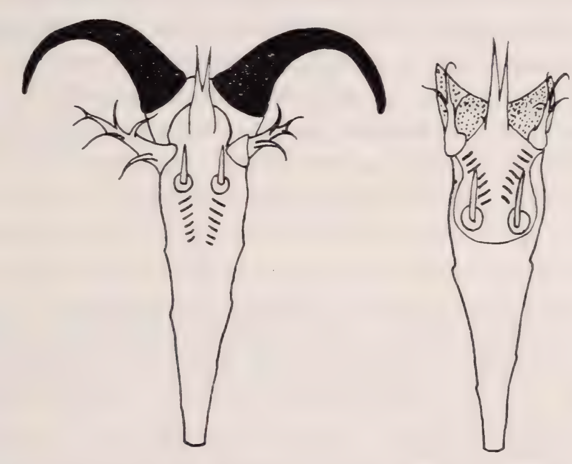


FIG. 1.

Dernier segment tarsien et prétarse de *Drosophila melanogaster*. A gauche le type sauvage, à droite la mutation « *lozenge-clawless* » sous une de ses formes. Les rudiments de griffes sont pointillés. (Schéma d'après une préparation.)



FIG. 2.

Produits de la transplantation de disques imaginaux. Les deux derniers segments du tarse et le prétarse sont seuls figurés. Dans la forme sauvage à droite, les griffes (en noir) sont bien visibles. A gauche, lz^{cl}. (Schéma d'après une préparation.)

tation du même facteur pour les yeux et pour les griffes. Dans le cas du compound, quand les deux allèles sont en présence, lz domine. Quant au fait que dans le compound le nombre des griffes formées est supérieur à celui de

l'homozygote lz/lz, nous ne pouvons pour l'instant pas encore décider s'il s'agit d'un simple cas d'hétérosis ou si peut-être il s'agit d'un cas d'allélie incomplète.

En second lieu nous nous sommes informés du degré de constance de cette malformation. Nous avons fait des transplantations de disques imaginaux pro- et mésothoraciques de larves du troisième stade. Les primordia lz^{cl} se sont révélés autonomes, implantés en des hôtes sauvages; les disques imaginaux du type sauvage, implantés dans un hôte sauvage, se sont développés normalement (Fig. 2).

Finalement nous avons voulu nous renseigner sur la répartition de ce caractère. En examinant les individus lz, dont seulement un nombre restreint étaient munis de griffes, nous avons constaté que les extrémités en étaient inégalement garnies. Sur quarante individus examinés, nous avons compté vingt-quatre griffes à la première extrémité, onze à la seconde, onze à la troisième. Chez les individus de type compound, lz/lz^{cl} nous avons dans deux séries de dix exemplaires chacune, noté en comptant de la première à la troisième extrémité trente et une, vingt-cinq et vingt-deux griffes pour l'une et pour l'autre trente-trois, trente-deux et vingt-six griffes. Vingt mâles lz des mêmes cultures présentaient de la première à la dernière extrémité onze, onze et cinq griffes.

Cette étude que voici est encore fort incomplète et les résultats obtenus exigent une confirmation ultérieure, aussi n'a-t-elle pour nous que la valeur d'un sondage. Il promet d'être fructueux. En effet, nous savons que chez *Drosophila subobscura*, la mutation correspondant à lz de *Drosophila melanogaster* s'exprime par le même phénotype: lésion des yeux, manque de griffes. (Nous devons ce renseignement à l'amabilité du Dr GRUNEBERG, de Londres. Observation Dr U. PHILIP.) Cette particularité se retrouve d'une façon analogue dans la mutation « g l a s s » d'*Habrobracon juglandis* (WHITING, P.-W., 1934) [1]. De même un certain nombre de mutations chez *Drosophila melanogaster* impliquent des déformations parallèles des yeux et des extrémités. Nous ne voudrions en citer que deux, connues sous le nom de « *growth rate genes* », *dachs* et *fourjointed* [2]. Finalement, nous rappellerons que l'on trouve normalement une réduction des yeux accompagnée d'une déforma-

[1] *Genetics*, 19.
[2] The mutants of *Drosophila melanogaster* Carn. Inst. Wash. 1944.

tion spéciale des extrémités chez *Braula caeca* Nitzsch (Diptère, parasite de l'abeille)[1].

De prime abord, les différentes extériorisations du facteur lozenge font l'effet d'un assemblage hétéroclite. La simplicité anatomique du phénomène que nous venons d'étudier, la possibilité de lui donner une expression quantitative lui donnent un intérêt tout spécial. Nous espérons que son analyse nous mènera à considérer la mosaïque lozenge comme un ensemble pléiotrope cohérent.

N° 14. **A. Bretscher**, Bern — Reduktion der Zehenzahl bei Xenopus-Larven nach lokaler Colchicinbehandlung. Mit 1 Textabildung.

Behandlung mit Colchicin (abgekürzt Co) kann bei Larven des Krallenfrosches, *Xenopus laevis*, die Regeneration abgeschnittener Schwänze vollständig verhindern (F. E. Lehmann, W. Bernhard, H. Hadorn, M. Lüscher 1945; M. Lüscher 1946). Es lag daher nahe, dieses Zellteilungsgift einmal auf Organe anzuwenden, die sich im normalen, nicht regenerativen Wachstum befinden (F. E. Lehmann 1946). In diesen Organen ist eine grosse Zahl von Mitosen zu erwarten. Auf Anregung von Herrn Prof. F. E. Lehmann habe ich diese Untersuchung aufgenommen. Objekt ist die Hinterbeinknospe von *Xenopus laevis*.

Methode: Narkose in MS 222 (Sandoz) 1: 7000, bis das Tier bewegungslos ist. Hierauf MS 1: 14.000. Jetzt wird die Kaulquappe auf einen mit MS getränkten Filtrierpapierstreifen gelegt. Um dem Colchicin das Eindringen zu erleichtern, wird die Epidermis auf der ganzen Länge der Beinknospe aufgeschlitzt. Ein Filtrierpapierstückchen von der Grösse der Beinknospe wird in einer Co-Lösung 1: 2000 getränkt und aufgelegt. Um das Tier herum wird nun eine feuchte Kammer errichtet, deren Wände von 2 mit MS befeuchteten Wattebäuschen und deren Dach von einem Filtrierpapierstreifen gebildet wird. Der Dachstreifen darf nicht auf der Kaulquappe aufliegen.

Behandlungsdauer: ½ h.

Behandlungsstadium: Vor sichtbarer Differenzierung der Zehen.

Das unbehandelte andere Bein desselben Tieres dient als Kontrolle.

---

[1] Hennig, 1938.

Reduktion der Zehen. — Wie zu erwarten war, wirkt das Colchicin sehr stark auf die wachsende Beinknospe ein. Es werden viele Zellen zerstört und es kommt zu einem Zusammbruch des ganzen Blastems. Die behandelte Knospe erreicht die Grösse der unbehandelten, die als Kontrolle dient, nicht. Die Verkleinerung wirkt sich nicht gleichmässig auf alle Teile des Beines aus. Die einzelnen Zehen (in der vorliegenden Arbeit beschränke ich mich auf die Betrachtung der Zehen) bleiben in verschiedenem Masse hinter den Zehen des Kontrollbeines zurück, ja, einzelne können ganz ausfallen. Abb. 1 zeigt verschiedene Reduktionstypen, die nach der Co-Behandlung auftraten. a ist ein Kontrollbein, unbehandelt. b ist behandelt, hat jedoch noch alle Zehen. Diese sind aber in verschiedenem Masse reduziert. Am stärksten wurde die 1. Zehe betroffen. (Als Mass für die Reduktion verwende ich den Index

$$\frac{\text{Länge der behandelten Zehe} \quad . \; 100}{\text{Länge der entsprechenden Zehe des Kontrollbeines}} \; \%.$$

Unbeeinflusste Zehen erhalten so einen Index von 100%. Mit zunehmender Längenreduktion wird der Index kleiner. Eine fehlende Zehe hat demzufolge den Index 0. Ich habe die Indices als Stäbchendiagramm neben den Zeichnungen der Füsse abgetragen. Der schwarze Teil des Stäbchens gibt an, welche prozentuale Länge eine Zehe gebildet hat, gemessen am Kontrollbein, der weisse Teil, um wieviele % diese Zehe verkürzt ist. Ein ganz weisses Stäbchen bedeutet demnach, dass die Zehe fehlt). Auf Abb. 1 c-f sind Füsse mit fehlenden Zehen zu sehen. Bei f ist es mir nicht gelungen, die vorhandene einzige Zehe zu identifizieren; es handelt sich jedoch mit grösster Wahrscheinlichkeit um die IV. Auch bei Fall e kann ich keine vollständig sichere Aussage machen. Als wertvollstes Hilfsmittel für die Identifikation erweisen sich die Krallen der 1.—3. Zehe, weil sie auch bei verkürzten Zehen ausgebildet werden. Die 4. und 5. Zehe sind krallenlos. Die Fusswurzel ist in den stark betroffenen Füssen so stark reduziert, dass sie nicht verwendet werden kann, eine Zehe zu identifizieren.

Die erste Zehe leidet unter der Co-Behandlung am meisten; sie neigt am ersten zu Unterentwicklung. Als nächste folgt die 2. Zehe, als letzte die 4. Dies geht schon aus der Abbildung hervor. Ausserdem habe ich den Reduktionsgrad der einzelnen Zehen noch

berechnet (Mittelwert der Indices aller 1. bzw. 2. usw. Zehen). Aus dieser Rechnung geht die gleiche Reihenfolge der Empfindlichkeit auf Co hervor:

I	II	V	III	IV	
19,3	49,7	62	73,4	79,8 %	Mittelwert des Index der betr. Zehe

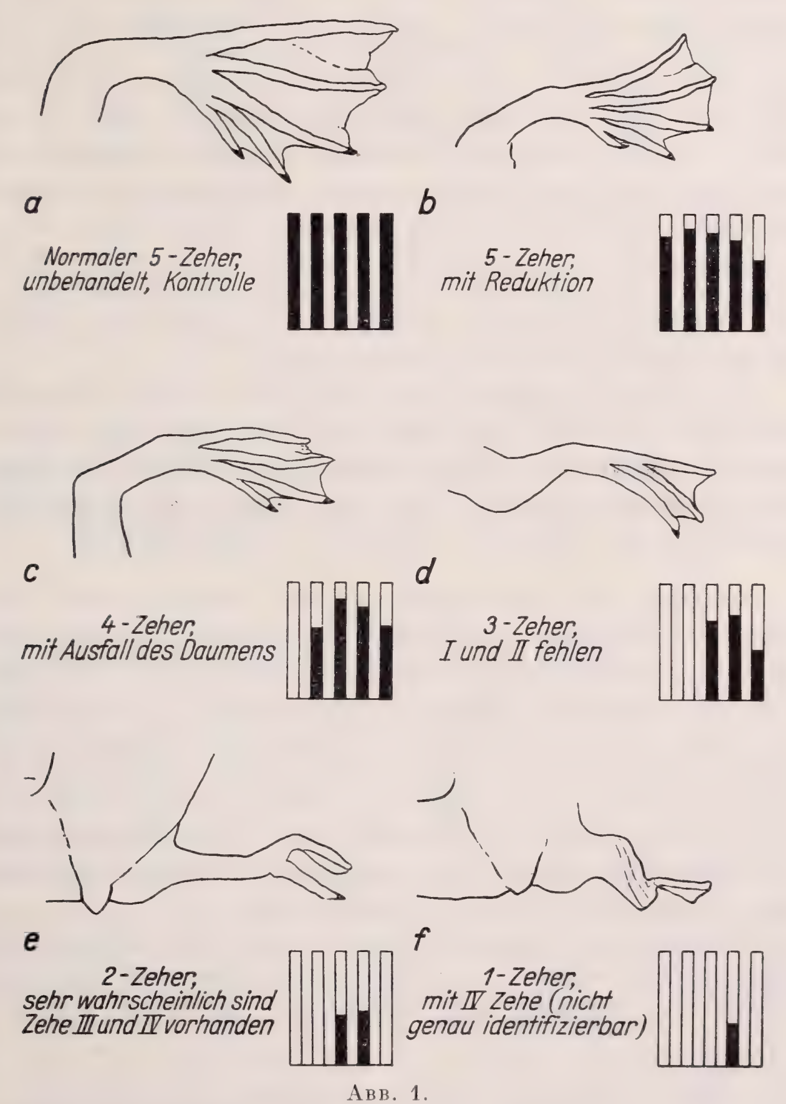


ABB. 1.
Reduktion der Zehen nach Co-Behandlung.

Diese Reihenfolge ist statistisch [1] gesichert, wenn auch der Unterschied zwischen zwei benachbarten Gliedern manchmal noch knapp im Zufallsbereich liegt.

Die Tatsache, dass Zehen ausfallen und dass es nicht nur zu einer beliebig weit gehenden, harmonischen Verkleinerung des Fusses kommt, verbietet uns, der Beinanlage Ganzheitscharakter zuzusprechen. Andererseits reagiert die Fussanlage auch nicht als Summe einzelner, unabhängiger Zehenanlagen, sondern als System von einheitlicherem Charakter. So lässt sich z. B. nicht nur eine einzige Zehe beeinflussen und auch nicht etwa die III. oder IV. Zehe als einzige unterdrücken. Dieser spezifischen Reaktionsart liegt ein blastematisches Gradientenfeld zugrunde (HARRISON 1918). Aus der Reihenfolge, wie die Zehen unterdrückt werden, kann man folgern, dass das Maximum dieses Feldes durch die Anlage der Zehe IV verläuft und dass es stark gegen I und V abfällt. Von Zehe IV zu Zehe III verringert sich vermutlich die Intensität des Feldes nur unbedeutend.

Ob eine Zehe gebildet werde oder nicht, darüber scheint die Masse der Beinknospe zu entscheiden. Dies stimmt mit den Befunden von Mettetal 1939 an regenerierenden Beinen von *Triton* und *Salamandra* überein. Er fand, dass die Zahl der Zehen insbesondere von der Menge des gebildeten Knorpels abhängt.

Vergleich mit stammesgeschichtlichen Reduktionsreihen: Bei *Xenopus laevis* lassen sich also durch Colchicinbehandlung Tiere erzielen, deren Zehenzahl reduziert ist. Formen mit verminderter Zehenzahl können wir aber im Tierreich in grosser Zahl feststellen. Ich habe die vorkommenden Reduktionsreihenfolgen zusammengestellt und es hat sich ergeben, dass aus der grossen Zahl der möglichen Folgen ($5! = 1.2.3.4.5 = 120$) nur einige wenige verwirklicht sind und dass die Vertreter einer systematischen Einheit im allgemeinen einem Typus angehören. Die Zusammenstellung erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

Welcher dieser stammesgeschichtlich oder genetisch belegten Reduktionsfolgen gehört nun *Xenopus* an? Hier ergibt sich, dass diese Form allein steht. Die Reihenfolge I, II, V, III, IV ist bei

---

[1] Statistische Prüfung der Mittelwerte mit dem t-Test von "Student" nach Linder 1945.

A. *Urodelen*, Fuss & Hand
Anuren, Hand

1.	I	II	III	IV	V
2.	I	II	III	IV	0
3.	0	II	III	IV	0
4.	0	0	III	IV	0

B. *Xenopus*, Fuss

1.	I	II	III	IV	V
2.	0	II	III	IV	V
3.	0	0	III	IV	V
4.	0	0	III	IV	0
5.	0	0	0	IV	0

C. *Reptilien*

1.	I	II	III	IV	V
2.	I	II	III	IV	0
3.	0	II	III	IV	0
4.	0	II	III	0	0

D. Vogel, Fuss

1.	I	II	III	IV	V
2.	I	II	III	IV	0
3.	0	II	III	IV	0
4.	0	0	III	IV	0

E. *Vogel*, Flügel.

1.	I	II	III	IV	V
2.	I	II	III	IV	0
3.	I	II	III	0	0
4.	0	II	III	0	0
5.	0	II	0	0	0

F. *Säuger*, Normaltypus

1.	I	II	III	IV	V
2.	0	II	III	IV	V
3.	0	II	III	IV	0
4.	0	0	III	IV	0
5.	0	0	III	0	0

G. *Säuger*, Spaltfusstypus

1.	I	II	III	IV	V
2.	(I	II +	III	IV	V)
3.	I	0	III	IV	V
4.	I	0	0	IV	V
5.	I	0	0	0	V

Tab. 1.

Stammesgeschichtlich oder experimentell verwirklichte Reduktionstypen der Zehen- und Fingerzahl (Ueberhaupt mögliche Fälle = 5 ! = 1.2.3.4.5 = 120).

keinem andern Tier vertreten, auch nicht bei Amphibien, die natürlicherweise weniger als 5 Zehen besitzen, wie Proteus und Amphiuma usw. Es ist allerdings zu bemerken, dass es sich bei diesen Formen um Urodelen handelt, und dass meines Wissens leider keine Anuren mit reduzierter Zehenzahl bekannt sind. Wir können daher den Erfolg der Colchicinbehandlung von *Xenopus* nicht als Phaenokopie eines stammesgeschichtlich verwirklichten Vorganges bezeichnen. Eine Verbindung mit den stammesgeschichtlich belegten Reduktionsformen lässt sich aber dennoch aufstellen. Wie wir wissen, zerstört das Co einen Teil der Blastemzellen und verkleinert so die Masse der Beinknospe. Nach Untersuchungen von Sewertzoff 1931 an Reptilien, die weniger als 5 Zehen haben, wird hier die Extremitätenanlage von vorneherein kleiner angelegt, als dies bei 5-Zehern geschieht. (vrgl. auch Mettetal 1939). Der stammesgeschichtliche und sicher genetisch bedingte Vorgang

stimmt also in seinem entscheidenden Teil mit dem Experiment überein: in der Verkleinerung des Blastems. Dürfen wir auch nicht von echter Phaenokopie sprechen, weil von *Xenopus* keine genetisch bedingte Zehenreduktion bekannt ist, so scheint doch immerhin ein Modell für den Zehenreduktionsmechanismus bei andern Formen vorzuliegen.

ERGÄNZUNGEN zu Tab. 1.:

A. 1. Allgemeiner Typus des Urodelenfusses.

2. Allgemein bei Hand & Fuss von Urodelen & Anuren (Auffassung von Emery, H. Steiner 1921 (Anat. Anz. 53). Nach Gegenbaur fehlt I).

3. bei Amphiuma & Proteus.

4. bei Proteus (nach Bronn's Klassen & Ordnungen des Tierreichs).

B. 1. Allgemeiner Typus des Anurenfusses.

2. — 5. Nur experimentell bekannt (Colchicinbehandlung).

C. 1. Grundtypus.

2. angedeutet z. B. bei Ophtalmosaurus (†, Hand; nach Andrews 1910 in Abel 1912: Die Stämme der Wirbeltiere), vollständig bei *Pterodactylus* (†, Hand), *Rhamphorrhynchoidea* (†, Hand; alle nach Abel 1912), *Alligator mississipiensis* (nach Bütschli 1921: Vorlesungen über vrgl. Anatomie) usw. Nach Böker 1935 (Einführung in die vrgl. biol. Anat. der Wirbeltiere) bei vielen fossilen, bipeden Reptilien.

3. z. B. *Seps tridactylus* (Hand & Fuss, nach Sewertzoff 1931: "Evolution", G. Fischer, Jena), *Ophiomorphus tridactylus* (nach E. Th. Nauck, Handbuch der vrgl. Anat. der Wirbeltiere), *Iguanodon* (†, Fuss, nach Abel 1912). In Ausbildung begriffen bei den Dinosauriern (nach Nauck).

4. *Hypsilophodon* (†, nach Steiner 1922, IV noch vorhanden, aber extrem verkürzt).

Nach Sewertzoff beginnt bei den Reptilien die Zehenreduktion mit Ausfall von I.

Ev. besteht bei den Reptilien noch eine 2. Reduktionsreihe, die gleich verläuft wie die des Vogelflügels (der Fuss der Stegosaurier besteht nach Ch. W. Gilmore 1909, in Abel 1912, aus I, II, III).

Nach Sewertzoff zeigt *Ophiosaurus apus* ein Rudiment von IV.

Diese Reihe ist am wenigsten gesichert.

D. 1. Nicht verwirklichter Grundtypus.

2. Normaltypus, häufig.

3. meiste Ratitae, viele Carinaten: besonders Regenpfeifer (Haematopus = Austernfischer, Hoplopterus spinosus = Sporenkiebitz, Sanderling usw.) Otis, einige Spechte usw. (nach Nauck, & Böker 1935).

4. *Struthio camelus* (Nauck, Böker u. a.).

E. 1. & 2. nicht verwirklichter Ausgangstypus.

3. Normaltypus.

4. Pinguine & meiste *Ratitae* (nach Bütschli 1921).

5. *Apteryx & Dromaeus* (Bütschli 1921).

F. 1. Normaltypus, häufig.

2. häufiger Typ, z. B. bei vielen Nagern, Beuteltieren, Affen usw. (nach Böker 1935), *Balaenoptera* (nach Kunze 1912; Kükenthal 1890 vertritt die Ansicht, dass III fehlt!).

3. Einige Nager z. B. *Nectomys squamipes* (Böker 1935), 3-Zehenfaultier (Nauck).

4. Paarhufer (Endtypus), *Jaculus* (Böker 1935).

5. Unpaarhufer (Endtypus).

Diese Reihe kommt in verschiedenem Grade auch bei erblichen Missbildungen des Menschen vor.

Nach Böker (1935) hat der Zwergameisenbär *Cyclopes didactylus* nur noch die Finger II & III. Nach Bütschli (nach Flower 1888) ist beim Zahnwal *Globicephalus* der V. Finger als einziger reduziert. Dies sind die einzigen mir bekannten Ausnahmen der Reduktionsreihe F.

G. 1. Ausgangsform.

2. Uebergangsform: bei Beuteltieren z. B. *Pseudochirus cooki* (Böker 1935) Anfang bei Gibbon. Die syndactylen Finger II + III sind oft unterentwickelt.

3. z. B. bei Makakus (Beginn) & den Halbaffen *Nycticebus*, *Arctocebus* (Böker 1935). *Perodictius* leitet zu 4. über.

4. & 5. als genetische Missbildung beim Menschen: Spalthand & -fuss, & Affen (*Anthropithecus troglodytes*: nur I & V vorhanden; nach Pol aus Ströer 1937, Zeitschrift Anat. Entwickl. gesch. CVIII).

Die Reduktionstypen F. & G. treten auch kombiniert auf, z. B. *Choeropus castanotis*: II + III syndactyl & sehr klein, V. klein. Ebenso *Macropus*.

LITERATUR

1918. Harrison, R. G. *Experiments on the development of the fore limb of Amblystoma, a self-differentiating equipotential system.* J. exp. zool. 25.

1945. Lehmann, F. E., Bernhard, W., Hadorn, H. und Lüscher, M. *Zur entwicklungsphysiologischen Wirkungsanalyse von antimitotischen Stoffen.* Experientia I/7.

1946. Lehmann, F. E. *Ueber die entwicklungsphysiologische Wirkung des Colchicins.*
6. Jahresbericht der Schweiz. Ges. Vererbungsforsch. Archiv der Julius Klaus-Stiftung, Band XXI, Heft 3/4.

1946. Lüscher, M. *Die Wirkung des Colchicins auf die an der Regeneration beteiligten Gewebe im Schwanz der Xenopus-Larve.* Revue suisse de Zoologie, Bd. 53, No. 31.

1939. Mettetal, Chr. *La régénération des membres chez la salamandre et le triton.* Archives d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie, XXVIII.

N° 15. Georges Dubois, Neuchâtel. — L'Epervier commun, hôte de *Neodiplostomum spathoides* Dub. Avec 3 figures dans le texte.

C'est à Saint-Blaise (Neuchâtel), dans son jardin particulier, que le professeur Jean-G. Baer trouva un jeune Epervier mort, dans l'intestin duquel il recueillit, entre autres parasites, trois exemplaires de Strigéidés, que nous croyons identiques à *Neodiplostomum (Neodiplostomum) spathoides* Dub.

Ces spécimens sont de petites dimensions; deux sont ovigères (l'un contient quatre œufs, l'autre un). Leur forme se rapproche de celle du jeune individu que représente la figure 170 de la « Monographie des *Strigeida* » et qui est du même ordre de grandeur. Chez les deux exemplaires vus de face, le segment antérieur, cochléariforme chez l'un (fig. 1), tend à s'enrouler et à se développer en spathe chez l'autre (fig. 2), dont la largeur atteint son maximum en avant. Le segment postérieur est ellipsoïde et plus court; il est séparé du précédent par une constriction transversale bien marquée. Les caractères spécifiques se retrouvent typiquement: forme et grandeur de la bourse copulatrice occupant le dernier tiers du segment porteur des organes génitaux, s'ouvrant largement sur la face dorsale du corps et recevant le canal hermaphrodite procurvé au milieu de sa paroi postérieure (fig. 3); absence de cône génital; grosseur et situation de l'ovaire en arrière de la constriction transversale; contour elliptique de l'organe tribocytique; forme des testicules; limite antérieure des follicules vitellogènes (s'étendant plus ou moins loin en avant de la ventouse ventrale, située elle-même au milieu du segment antérieur, et formant deux amas latéraux à l'extrémité postérieure du corps).

Les mesures et leurs rapports sont les suivants:

Longueur du corps 1,35-1,64 mm.

	Longueur	Largeur
Segment antérieur	0,90-0,99 mm.	0,46-0,51 mm.
Segment postérieur	0,45-0,70	0,39-0,51

Rapport de longueur: segm. post./segm. ant. 0,50-0,74

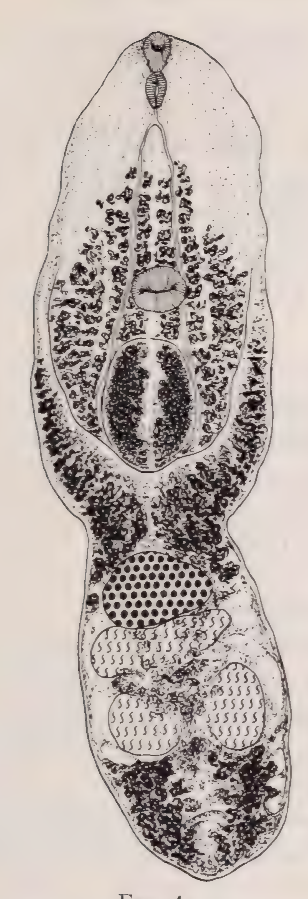


FIG. 1.

Neodiplostomum spathoides Dub., d'*Accipiter nisus* (L.); long. 1,64 mm.



FIG. 2.

Neodiplostomum spathoides Dub., d'*Accipiter nisus* (L.); long. 1,62 mm.



FIG. 3.

Neodiplostomum spathoides Dub., d'*Accipiter nisus* (L.); coupe sagittale de l'extrémité postérieure du corps.

f. v. = follicules vitellogènes;
o = œuf;

p. ex. = pore excréteur;
p. g. = pore génital.

	Diamètre longitudinal	Diamètre transversal
Ventouse buccale	67-72 μ	52 μ
Pharynx	65-72	44-53
Ventouse ventrale	77	81-87
Organe tribocytique . . .	225-235	162-200
Ovaire	135-144	210-270
Testicule antérieur	117-130	265-470
Testicule postérieur	135-170	297-430
Œuf	93	60
Œsophage	très court	

Rapport de longueur: pharynx/ventouse buccale	0,97-1,00
Longueur/largeur de l'organe tribocytique . .	1,39
Rapport de longueur: segm. antér./org. triboc.	4,18-4,21
Distance du bord postérieur de la ventouse ventrale au bord antérieur de l'organe tribocytique	55-135μ
Situation dans le segment antérieur:	
de la limite des follicules vitellogènes . . .	0,26-0,31
du centre de la ventouse ventrale	0,49-0,51
du bord antérieur de l'organe tribocytique .	0,61-0,66
du centre de l'organe tribocytique	0,73-0,80
Situation dans le segment postérieur:	
du bord postérieur du second testicule . .	0,64-0,70
du bord antérieur de la bourse copulatrice .	0,67-0,73

Il s'agit donc de la première mention contrôlable de ce Diplostome chez *Accipiter nisus* (L.), qui héberge plus souvent *Neodiplostomum spathula* (Crep.), espèce avec laquelle il a pu être facilement confondu (cf. Monographie, p. 258 et 261-262). Cette dernière, qui appartient au sous-genre *Conodiplostomum* Dub., a été trouvée au moins sept fois chez l'Epervier commun (cf. Monographie, p. 264). Elle s'en distingue pourtant assez aisément par l'aspect massif du segment postérieur, — dont la réplétion est due à l'occupation presque totale par les deux testicules symétriquement développés, — et par la petitesse de la bourse copulatrice dont le pore resserré est subterminal.

Collection: Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel.

No 16. P. Dinichert, E. Guyénot et M. Zalokar. — Observations cytologiques avec le microscope électronique[1]. Avec 10 figures dans le texte.

Institut de Physique et Institut de Zoologie de l'Université de Genève.

Nous présentons quelques observations faites avec le miscroscope électronique de l'Institut de Physique de l'Université de Genève. Nous adressons nos vifs remerciements à M. le professeur J. Weiglé qui a bien voulu mettre ce précieux instrument à notre disposition.

L'appareil a été construit par la maison Trüb, Täuber et Cie, de Zurich, en collaboration avec l'Institut de Physique de l'Université de Genève qui a effectué une partie des travaux d'optique électronique. Si les microscopes électroniques présentent l'avantage de pouvoir grossir des milliers et même des dizaines de milliers de fois du fait qu'ils possèdent, avec une ouverture optimum, un pouvoir de résolution d'un ordre de grandeur de dizaines d'Angströms, leur emploi, en matière de cytologie animale, est particulièrement délicat.

Les porte-objets en verre doivent être remplacés par de minuscules films de collodion de 0,1μ d'épaisseur, soutenus par un treillis métallique, laminé et chromé, dont les mailles mesurent 75 μ. Les objets à examiner doivent y être déposés dans une gouttelette d'eau distillée; la solution physiologique ne peut être utilisée, car le champ serait entièrement obscurci par les cristaux de sels qui se déposent après évaporation. On peut obvier aux déformations produites par l'eau distillée en fixant préalablement aux vapeurs d'acide osmique. Enfin, la préparation doit être complètement desséchée, les observations ne pouvant se faire que dans un vide très poussé nécessaire à la marche du faisceau d'électrons.

Les objets à examiner doivent être extrêmement minces, de quelques dizièmes de microns au maximum. Lorsque les objets sont trop peu épais et trop peu denses, n'absorbent et ne diffusent

[1] Travail exécuté grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz ».

pas suffisamment les électrons, nous avons eu recours à la méthode de l'ombrage, obtenu en projetant des atomes d'un métal lourd (or), obliquement sur la préparation par évaporation dans le vide. On obtient ainsi un meilleur contraste.

Nous décrirons d'abord quelques observations effectuées au cours de la période de réglage de l'appareil et de mise au point de la technique cytologique. Toutes les photographies ont été effectuées directement sous un grossissement de 6.000 diamètres.



FIG. 1.
Fibrille musculaire striée de *D. melanogaster*. A gauche, en demi-contraction; à droite en contraction.

1° *Fibrilles musculaires.* — Il s'agit de fibrilles isolées par dissociation de fibres musculaires striées de *Drosophila melanogaster* (grands muscles du vol). Dans la fibrille en demi-contraction (fig. 1), on reconnaît nettement les grands disques anisotropes décomposés en deux moitiés par une bande claire (ligne d'Henschen) dont le milieu est occupé par une très fine ligne sombre (strie M ou mésophragme). Les disques clairs sont courts, mais renferment une strie sombre très nette (strie Z ou télophragme). Dans la fibrille en contraction (fig. 1), le télophragme est si net et gonflé qu'il obscurcit presque entièrement le disque clair. Dans le milieu

du disque sombre, le mésophragme est beaucoup plus opaque et paraît remplir la ligne de Henschen.

2° *Cils des palettes natatoires de Cténophores.* — Après fixation à l'acide osmique, des palettes de *Pleurobrachia*, formées comme on le sait de cils agglutinés, ont été dissociées dans l'eau distillée. Les cils isolés (fig. 2) montrent un axe entouré d'une gaine qui s'aplatit de part et d'autre pendant le séchage. Le diamètre de l'axe est d'environ 0,25 μ, celui du cil avec sa gaine de 0,5 μ.

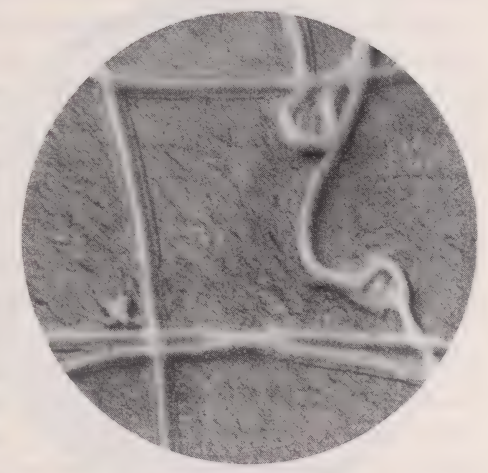


Fig. 2.
Cils isolés de palette natatoire de *Pleurobrachia*.

Les préparations ombrées à l'or montrent quelquefois une ligne saillante au milieu de l'axe. L'imprégnation à l'acide phosphotungstique fait apparaître, au centre de l'axe, un filament épais de quelque 400 Å. Sans fixation préalable, les cils simplement transportés dans l'eau distillée subissent une décomposition de leur axe en plusieurs filaments d'une largueur de 250 à 300 Å (fig. 3).



Fig. 3.
Dissociation de l'axe des cils de *Pleurobrachia* en filaments très fins.

Une préparation montre la racine du cil: celui-ci se renfle en un bulbe, à l'intérieur d'une formation d'apparence complexe et qui, selon toute vraisemblance, représente le blépharoplaste (fig. 4). Celui-ci, qui a dû se gonfler dans l'eau distillée et s'aplatir lors de la dessication, mesure 2,5 μ de diamètre. On y reconnaît une partie centrale grossièrement granuleuse et une zone péri-

phérique hyaline, renfermant quelques granules, mesurant environ 400 Å. Notons que Samassa (1892) avait déjà soupçonné l'existence d'un bulbe basal à la racine des cils des Cténophores.

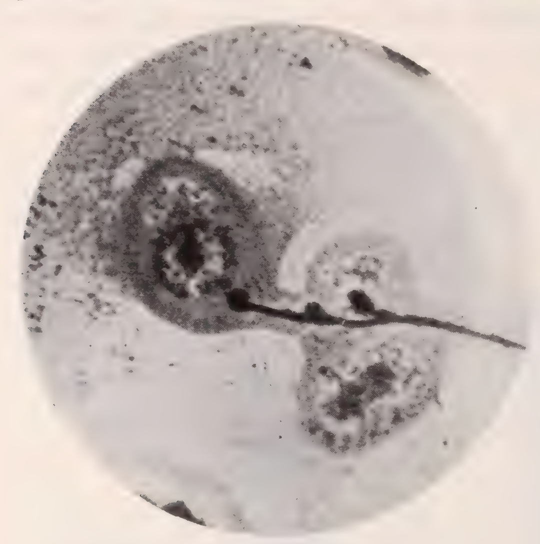


Fig. 4.
Insertion d'un cil de *Pleurobrachia*, terminé par un bulbe dans un blépharoplaste de structure complexe.

3. *Spermatozoïdes.* — Nous avons examiné des préparations de spermatozoïdes d'*Echinus*, d'*Ophyothrix*, de *Drosophila* et de *Rana*. Les têtes sont toujours trop épaisses et constituent des masses complètement opaques. Dans des spermies de *Rana*, il a été possible de distinguer la gaine spirale de nature mitochondriale dans la pièce intermédiaire. La queue permet de voir l'enveloppe cytoplasmique qui entoure le filament axial. Une préparation de spermatozoïdes d'*Ophyothrix* (fig. 5) montre de façon très nette le *filum terminale.* Nous n'avons pas observé la dissociation de ce filament en fibrilles, comme la chose a été vue par Baylor, Nabandov et Clark (1943), par Schmitt, Hall et Jacus (1943) et par Hervey et Anderson (1943).



Fig. 5.
Spermatozoïde d'*Ophyothrix*.

3° *Recherche des chromosomes dans le noyau quiescent.* — A la télophase, les chromosomes deviennent de plus en plus indistincts. La déspiralisation les amène à l'état de filaments très fins, très grêles

et de moins en moins colorables. Finalement, pendant l'intercinèse — hors quelques cas particuliers où les cinèses se succèdent très rapidement — les chromosomes sont devenus complètement invisibles, même avec les plus forts grossissements du microscope ordinaire. Un cas particulièrement intéressant est celui des ovocytes de Batraciens. Les chromosomes, bien visibles pendant la diplotènie, perdent leur revêtement de chromatine, acquièrent l'aspect classique de « chromosomes plumeux ». Ces squelettes de chromosomes s'évanouissent à leur tour: pendant trois ans, tant que durera la vitellogenèse, ils seront complètement invisibles pour ne réapparaître qu'avec la première division de maturation, au moment de la ponte.

De nombreux faits, notamment la persistance pendant des milliers de générations cellulaires, séparées par autant de phases de quiescence, des accidents les plus divers, soudures, ruptures, inversions, déficiences, duplications, translocations, etc., survenus dans la structure des chromosomes, imposent l'idée que ces éléments ne disparaissent pas, ne se dissolvent pas pendant l'intercinèse, mais persistent sous une forme invisible. C'est cette *pérennité* des chromosomes que nous avons cherché à vérifier.

Les noyaux quiescents, sans chromosomes visibles, sont extraits à la micropipette, lavés s'il y a lieu et introduits dans une minime gouttelette d'eau distillée préalablement déposée sur le film de collodion. Le noyau y éclate ou est déchiré à l'aide de fines aiguilles. Les chances d'observer des chromosomes sont assez réduites: il est très possible que les chromosomes ne soient pas dispersés dans le suc nucléaire, mais plutôt rassemblés en un point et même adhérents à la membrane nucléaire. Celle-ci apparaît comme une masse opaque et ne laisse rien distinguer à son intérieur. Ce n'est que par chance que la rupture du noyau permettra à un ou deux filaments chromatiques de passer dans la gouttelette de liquide. Le champ que l'on peut explorer étant d'autre part très limité, on ne peut s'attendre à observer à coup sûr des filaments dans toutes les préparations. Cependant, en nous adressant à trois objets différents, nous avons rencontré des structures très semblables, très caractéristiques qui, par contre, ne se rencontrent jamais dans des préparations témoins faites, par exemple, en émulsionnant du protoplasme dans l'eau distillée.

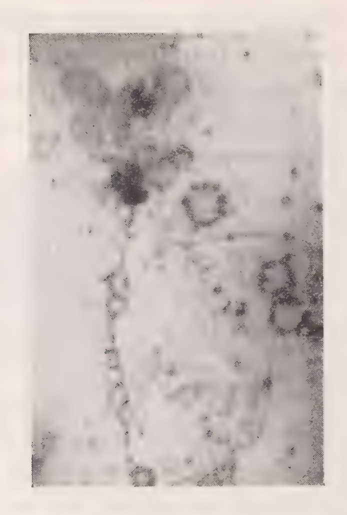


Fig. 6.

Filaments chromosomiques (?) dans un ovocyte (noyau quiescent) de *Stauroderus*.

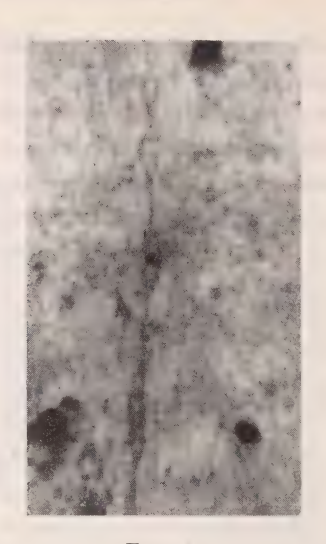


Fig. 7.

Long filament chromosomique (?) dans un ovocyte de *Stauroderus*.



Fig. 8.

Filament chromosomique (?) dans le noyau quiescent d'une cellule stomacale de larve de Drosophile.

a) *Ovocytes de Stauroderus sp.* — Les noyaux, faciles à extraire, des jeunes ovocytes de cette sauterelle montrent quelques filaments non ramifiés, dont le diamètre est voisin de 500 Å. Ces filaments se dédoublent par endroits, délimitant des espaces losangiformes (fig. 6 et 7).

b) *Cellules stomacales de D. melanogaster.* — Dans le noyau des grandes cellules qui constituent la paroi de l'estomac des larves de Drosophiles, et qui a la structure habituelle d'un noyau quiescent, nous avons observé des filaments de diverses dimensions et de structure tout à fait semblable (fig. 8).

c) *Ovocytes de Rana fusca.* — Les noyaux d'ovocytes de 200 μ et plus ont été d'abord isolés dans le liquide de

Ringer, puis lavés à l'eau distillée et enfin transférés sur le porte-objet. Le fond de la préparation montre souvent des arborescences de cristaux très fins (suc nucléaire) et des granulations de différentes dimensions. A plusieurs reprises, nous avons observé des filaments souvent très longs (l'un d'eux a pu être suivi à travers trois champs consécutifs, ce qui représente une longueur de 30 μ). Leur diamètre est de 200 à 400 Å et se trouve ainsi proche des dimensions attribuées par diverses méthodes aux gènes eux-mêmes. Ces filaments sont extraordinairement semblables à ceux qui ont été observés dans les deux objets précédents. Comme eux, ils présentent localement un dédoublement (fig. 9).

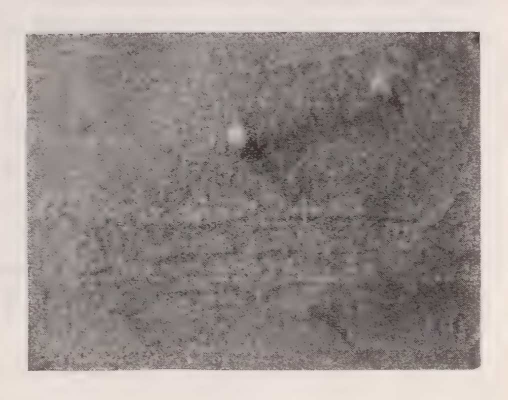


Fig. 9.
Filaments chromosomiques (?) dans un ovocyte de *Rana*.

Nous nous sommes demandé si les figures losangiques qui en résultent correspondent à des alvéoles ayant une paroi propre (dilatation d'un tube) ou au simple dédoublement d'un filament. L'emploi de l'ombrage à l'or (fig. 10), le fait que l'espace délimité n'est pas plus opaque que le fond de la préparation, indiquent qu'il ne s'agit pas d'alvéoles (qui devraient avoir une double paroi), mais de figures disposées dans un plan.



Fig. 10.
Filament chromosomique (?) dans un ovocyte de *Rana* (ombrage à l'or).

Nous pensons que les filaments que nous avons découverts représentent les chromosomes complètement déroulés qui persistent, trop fins pour pouvoir être visibles avec le microscope ordinaire, pendant l'intercinèse. Le fait que ces filaments puissent être déjà formés de

deux chromatides s'écartant par endroits, sans doute sous l'influence de l'eau distillée, ne saurait surprendre. Les observations faites, notamment sur *Trillium*, indiquent que les chromosomes sont déjà fissurés longitudinalement à la fin de la division, pendant la télophase et même l'anaphase.

Nous comptons poursuivre ces recherches en multipliant les examens et en suivant le passage des chromosomes visibles à ces formes ultra-fines, jusqu'à ce que nous ayons pu obtenir une certitude complète, en ce qui concerne l'interprétation de ces filaments si particuliers et caractéristiques du noyau quiescent.

Nous adressons nos remerciements à l'Académie suisse des Sciences médicales qui a bien voulu patronner ces recherches et en aciliter la réalisation.

No 17. **M. Fischberg**, Zürich. — Experimentelle Auslösung von Heteroploidie [1] bei einheimischen Urodelen. Mit 1 Tabelle.

Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

Schon 1 Jahr, nachdem Fankhauser (1938) die ersten spontan polyploiden Individuen der Urodelenart *Triturus viridescens* entdeckte, gelang es ihm und Griffiths (1939) heteroploide Urodelen bei mehreren fremdländischen Spezies experimentell zu erzeugen. Ferner erzielte Böök (1941, 45) Haploidie und Triploidie bei dem auch bei uns heimischen *Triton taeniatus*.

1. Methode.

Die in den Eileitern (Uteri) der Urodelen gelegenen Eier befinden sich alle in der Metaphase der 2. Reifeteilung. Sie verharren in diesem Stadium bis, beim Eintritt in die Kloake, ein oder mehrere

---

[1] Der von Winkler (1916) eingeführte Ausdruck "Heteroploidie,, umfasst jede Abweichung der Chromosomenzahl vom diploiden Typus. Es kann sich hierbei sowohl um eine Vermehrung als auch um eine Verminderung um ganze Chromosomensätze oder nur um einzelne Chromosomen handeln.

reife Spermien (physiologische Polyspermie) in das Ei eindringen und dadurch den Anstoss zum weiteren Ablauf der 2. Reifeteilung geben. Ist diese vollendet, so verschmilzt der Hauptspermakern mit dem nun ebenfalls reduzierten, haploiden Eikern zum diploiden Furchungskern.

In unseren Versuchen befruchten wir die, den Eileitern entnommenen, Eier künstlich, indem wir sie mit Spermaflüssigkeit der Samenleiter betupfen. Drei Minuten nach der Zugabe der Spermien werden die Eier für mehrere Stunden in Wasser von 0-1° C gebracht, um dann bei einer Temperatur von 18° C aufgezogen zu werden. Die Kältebehandlung fällt also in die Zeit der Anaphase der 2. Reifeteilung des Eies.

2. Resultate der Kältebehandlung

Wir untersuchten alle Larven, die mindestens das Glaesner Stadium 32 [1] erreichten, auf ihre Chromosomenzahl, indem wir ihnen die Schwanzspitze abschnitten, von dieser ein Totalpräparat machten und die Chromosomen der meist zahlreichen Mitosen des Flossensaumes auszählten. Das Ergebnis dieser Zählungen ist aus der Tabelle 1 ersichtlich. Allerdings gibt diese keine vollständige Uebersicht vom Einfluss der tiefen Temperatur auf die Chromosomenzahl, sondern gibt nur die Verhältnisse der bestentwickelten Individuen wieder, da die vor dem Glaesner Stad. 32 abgestorbenen Keime nicht näher untersucht wurden.

Die Ergebnisse, die wir bei *Triton alpestris* und bei *Triton palmatus* erzielten, sind im wesentlichen die gleichen, die Fankhauser und seine Mitarbeiter (1939-45) für die von ihnen untersuchten Arten erhielten. Ueber die Versuche an *Triton cristatus* lässt sich noch nicht viel aussagen, da nur relativ wenig Eier mit Kälte behandelt wurden und die Mortalität bei dieser Spezies nach allen Experimenten bekannterweise sehr hoch ist. Doch zeigen die 2 triploiden Individuen, dass auch bei *Tr. cristatus* durch Kältebehandlung Heteroploidie ausgelöst werden kann.

[1] Glaesner Stadium 32: (Glaesner 1925) Haftfaden und Kiemen zu kurzen dicken Fäden entwickelt. Zirkulation in Kiemengefässen, Augenbecherspalte noch sichtbar. Vorderbeine stellen kurze Stummel dar. Flossensaum bis über Rückenmitte vorgreifend.

Tab. 1.

Experimentell ausgelöste Heteroploidie bei einheimischen Urodelen.

Chromosomenzahltypus	*Trit. taen.* Böök 1941, 43	*Trit. alp.* Fischberg 1944, 47	*Trit. palm.* Fischberg	*Trit. crist.* Fischberg
Befruchtete Eier . . .	129	2.739	48	21-89[2]
Glaes. Stad. 32 erreicht	57	553	21	2
Haploid	2	93	6	—
Diploid	50	211	7	—
Triploid	5	184	5	2
Tetraploid	—	4	—	—
Aneuploid[1]	—	8	—	—
1n + 2n Mosaik . . .	—	27	—	—
1n + 3n » . . .	—	20	2	—
2n + 3n » . . .	—	5	—	—
2n + 3n + 4n Mosaik.	—	1	—	—

Die Versuche von Böök zeigen dasselbe Bild für *Tr. taeniatus*. Nur scheint seine Methode weniger wirksam zu sein, was aus der grossen Anzahl der von ihm erhaltenen diploiden Keime hervorgeht.

Mit Zu- oder Abnahme der Chromosomenzahl aller getesteten Arten geht eine mehr oder weniger proportionale Zu-oder Abnahme der Kern-und Zellgrösse einher.

3. Wirkungsweise der tiefen Temperatur auf den Kernteilungsmechanismus.

Böök analysierte 1945 die Wirkung der Kälte auf die Mitose, indem er in verschiedenen Entwicklungsstadien stehende Molchkeime der Kälte aussetzte, sie dann in bestimmten Zeitintervallen fixierte und cytologisch untersuchte. Er zeigte, dass sich Centrosomen und Chromosomen teilen, dass die Kälteeinwirkung auf das Tritonei ein „Nichtauseinander-

[1] Als „aneuploid" bezeichnet Belar (1928) Chromosomenbestände, die ausser einer oder mehreren Chromosomengarnituren noch einen oder mehrere Bruchteile einer solchen enthalten.

[2] Da bei *Triton cristatus* die Stellen der Spermaeinschläge nicht oder kaum sichtbar sind, wissen wir nicht, wieviele der 89 behandelten Eier auch wirklich befruchtet waren. Nur 21 Eier begannen mit der Furchung.

weichen“ der Chromosomen zur Folge hat. Die Wirkung der Kälte scheint also in den Teilungsmechanismus einzugreifen und kann zu einer Störung oder sogar Zerstörung des Spindelapparates führen.

4. Entstehungsweise der haploiden, diploiden und triploiden Urodelen.

a) *Haploider Typus:* er könnte theoretisch auf zwei Wegen entstehen: 1. parthenogenetisch, durch Entwicklung aus dem Ei allein, 2. durch merogonische Entwicklung des Spermiums mit dem Eiplasma, bei Ausschaltung des Eikerns.

Ueber die Möglichkeit einer parthenogenetischen Entwicklung der Urodeleneier weiss man heute noch sehr wenig. Einzig O. Hertwig (1913) berichtet über erfolgreiche Experimente. Versuche anderer Autoren blieben mehr oder weniger erfolglos.

Für die zweite Entstehungsart von haploiden Larven besitzen wir bedeutend mehr Anhaltspunkte. So gingen aus Experimenten zahlreicher Autoren merogonische Urodelen hervor. Fankhauser (1945) berichtet über einen haploiden Axolotl, der sich aus einem kältebehandelten Bastardei (Mutter schwarz = dominant, Vater weiss = rezessiv) entwickelte. Der haploide Keim war weiss, was seinen merogonischen Ursprung beweist.

b) *Diploider Typus:* Von mehreren theoretischen Möglichkeiten, die für das Zustandekommen diploider Keime nach Kältebehandlung verantwortlich sein könnten, greifen wir nur die 3 wesentlichsten heraus.

1. normale Befruchtung.
2. merogonisch, durch Entwicklung eines diploiden Spermiums bei Ausschaltung des Eikerns.
3. parthenogenetisch, durch Entwicklung des unreduzierten diploiden Eikerns (Kältebehandlung!)

Der Weg der normalen Befruchtung wurde sicher von den meisten der diploiden Keime, die aus unseren Versuchen hervorgingen, beschritten. Merogonische Entwicklung aus einem diploiden Spermium ist durchaus denkbar und mag sporadisch hie und da auftreten. Für die diploide parthenogenetische Entwicklung gilt

das gleiche, wie für die Möglichkeit einer haploid-parthenogenetischen, nur würde dazu kommen, dass durch die Kälte die Reduktion der Chromosomenzahl in der 2. Reifeteilung nicht stattfinden würde.

c) *Triploider Typus:* Auch in Bezug auf die Entstehung des triploiden Typus wollen wir nur die zwei wichtigsten Möglichkeiten diskutieren:

1. Entstehung eines triploiden Keims durch Fusion eines diploiden, unreduzierten Spermiums mit dem haploiden Eikern.

2. Entstehung eines triploiden Keims durch Fusion eines normalen haploiden Spermiums mit einem unreduzierten, diploiden Eikern.

Die spontan auftretende Triploidie, wie sie Fankhauser (1938, 39) beobachtete, mag hie und da auf Verschmelzung eines unreduzierten Spermiums mit einem haploiden Eikern zurückzuführen sein. Für die Versuche mit Kältebehandlung spielt diese Möglichkeit allerdings keine Rolle, da die Spermien zur Zeit der Befruchtung die 2. Reifeteilung abgeschlossen haben und die Kältebehandlung auf ihre Meiose keinen Einfluss mehr haben kann.

Griffiths (1941) konnte zeigen, dass keine triploiden Individuen mehr entstehen, wenn die Kältebehandlung später als ½ Stunde nach Befruchtung ausgeübt wird. Der Grund liegt darin, dass die Metaphase der 2. Reifeteilung des Eikerns schon in die Anaphase übergegangen ist, die Kälte also die erste anaphasische Bewegung nicht mehr hemmen kann.

Gestützt auf diese Beobachtungen, Bööks cytologische Analyse der Kälteeinwirkung und andere hier nicht angeführte Argumente, glauben wir zwingende Gründe zu der Annahme zu haben, dass Triploidie als Folge von Kältebehandlung des frisch befruchteten Urodeleneies durch Fusion des haploiden Spermiums mit dem unreduzierten, diploiden Eikern zustandekommt.

N° 18. M. **Fischberg,** Zürich. — Parthenogeneseversuche an Urodelen. Mit 3 Textabbildungen.

Aus dem Zoologisch- vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich

1. Einleitung.

Parthenogenetische Entwicklung von Wirbeltiereiern konnte von vielen Biologen experimentell ausgelöst werden. So gelang es, mit Hilfe einfacher Methoden, Bataillon (1904), Bataillon und Tchou-Su (1929), O., G. und P. Hertwig (1913 u. folgende), Dalcq (1932), Rostand (1933-38), Parmenter (1933-40), Kawamura (1939) und anderen mehr unbefruchtete Anureneier zu aktivieren. Ferner entdeckten Angel und Lamotte (1944) eine neue vivipare Anurenspezies, *Nectophrynoides occidentalis* Angel, in Westafrika, die sich wahrscheinlich stets durch natürliche Parthenogenese fortpflanzt.

Selbst unbefruchtete Säugereier kann man experimentell zur Entwicklung anregen. So gelang es Pincus in den Jahren 1932-40 durch sehr zahlreiche Versuche an Kaninchen einige parthenogenetische Individuen zu erhalten. Thibault (1947) behandelt frisch ovulierte Kanincheneier mit tiefer Temperatur und kann sie auf diese Weise aktivieren. Die Entwicklung geht allerdings nicht weiter als bis zur Blastula, doch gelang es ihm nachzuweisen, dass in vielen Fällen die Entstehung eines 2. Polkörperchens verhindert wird und dadurch diploide Chromosomengarnituren zustandekommen.

2. Bisherige Parthenogeneseversuche an Urodelen.

Um so erstaunlicher ist es, dass trotz der so leicht auslösbaren experimentellen und der wahrscheinlich auch natürlich vorkommenden Parthenogenese der Anuren, fast alle Experimente bei Urodelen wenig erfolgreich verliefen. Ausser Oskar Hertwig, dessen Arbeit aus dem Jahre 1913 von vielen vergessen und von vielen angezweifelt wurde, gelang es niemandem über sehr kümmerliche Erfolge hinauszukommen.

Abbildung 1 gibt eine Zusammenstellung der bisherigen Parthenogeneseversuche an Urodelen. O. Hertwig gelang es Tritoneier durch Spermien der gleichen Art, deren Chromatin durch Bestrahlung mit Radiumbromid und Mesothorium unwirksam gemacht wurde, zu aktivieren. Das Ergebnis waren einige haploide Larven, die sich bis zum Ausschlüpfen, ja sogar noch etwas weiter entwickeln konnten.

In einem zweiten Experiment aktivierte er *Triton taeniatus*-Eier mit *Salamandra maculosa*-Spermien, die zuvor ebenfalls mit Mesothorium bestrahlt wurden. Das Ergebnis waren auch hier z.T. schlüpfreife, haploide Larven.

Beweisend für die parthenogenetische Entwicklung dieser haploiden Tiere sind Versuche von Poll, Baltzer (1934) und Schönmann (1938). Diese Autoren zeigten, dass der diploide Bastard vom *Tr. taeniatus* oder *palmatus* ♀ und *Salamandra maculosa* oder *atra* ♂ sich normal bis zur Blastula entwickelt, aber spätestens in der Gastrula zerfällt. Ferner zeigte Böhringer (1938), dass sich der Bastardmerogen von *Tr. palm.* (entkerntes Ei) und *Salamandra atra* oder *maculosa* (Sperma) höchstens bis zur jungen, respektive alten Blastula entwickeln kann. Damit ist vor allem für die zweite Versuchsserie von O. Hertwig bewiesen, dass es sich nicht um merogonische Larven handeln kann. Es sind haploid-parthenogenetische Individuen.

Die Versuche der anderen in der Tabelle angeführten Autoren müssen als missglückt angesehen werden, da die Entwicklung stets sehr früh zum Abbruch kam.

3. Neue Versuche.

Im Frühjahr 1946 begannen wir mit einer neuen Versuchsanordnung. Durch künstliche Besamung wurden reziproke Bastarde von *Triton alpestris* und *Triton palmatus* hergestellt und diese, 3 Minuten nach Besamung, für mehrere Stunden einer Temperatur von 0-1° C ausgesetzt. Später züchteten wir sie bei einer Temperatur von 18° C weiter.

Die Mortalität war sehr gross, sodass nur vereinzelte Keime erhalten wurden, die aber recht interessante Ergebnisse lieferten.

Autor	Methode	Maximale parthenogenet. Entwicklung bis -------→					
		2-Zell.	8-Z.	Morula	Blastula	Gastrula	Neurula --→ geschl. Larve
O. Hertwig Triton 1913	Eier homosperm aktiviert durch mit radioaktiven Substanzen bestrahlt. Spermien						
O. Hertwig Trit. taen. 1913	Eier heterosperm aktiviert durch mit radioaktiven Substanzen bestr. Salamandra Sperm.						
Bataillon Tchou - Su Trit. taen. 1929	Anstichexperiment						
Böök Trit. taen. 1941	Kältebehandlung						
Wagner Triturus viridescens 1944	Wärmebehandlung 36°C						
Fischberg Trit. alp. 1943 (unveröffentl.)	Anstich + Kältebehandlung						
		Besam.			1 Tag		2 Tage — 18 Tage

ABB. 1. — Resultate der Parthenogeneseversuche an Urodelen bis 1944. Die Tabelle ist vom 2.-18. Entwicklungstag auf ca 1/12 der Distanz zusammengedrängt.

Aus den Experimenten der Kombination *Tr. palmatus*-Ei und *Tr. alpestris*-Sperma erhielten wir zwei haploide Keime, die 21, respektive 23 Tage alt wurden. Ihre Entwicklung entspricht allerdings nicht ihrem Alter, wie es ja für haploide Embryonen typisch ist. Der eine Keim (Abb. 2 a) blieb im Glaesner Stadium



ABB. 2.
a) 21-tägiger haploider Keim; ca. Glaes. Stad. 33.
b) 23-tägiger haploider Keim; Glaes. Stad. 37-38. Vergr. 10 ×.

33 stehen, während der andere (Abb. 2 b) sich bis zum Glaes. Stad. 37/38 entwickeln konnte. Ausserdem lieferten diese Versuche einen triploiden Bastard, der ein Alter von 92 Tagen erreichte.

Aus den Experimenten der reziproken Bastardkombination (*Tr. alp.*-Ei und *Tr. palm.*-Sperma) gingen n u r d i p l o i d e T i e r e hervor. E i n e s v o n d i e s e n u n t e r s c h i e d s i c h s c h o n a l s j u n g e L a r v e v o n d e n a n d e r e n durch die sehr schwarzen, für *Tr. alpestris* typischen, Melanophoren.

Die gleichalten diploiden Geschwister zeigten Melanophoren von leicht bräunlicher Tönung, wie sie eher für *Tr. palmatus* charakteristisch sind. Der Unterschied in der Pigmentierung wurde mit zunehmendem Alter immer krasser, und nach der Metamorphose, dem Zeitpunkt in dem die Artmerkmale der jungen Tritonen erst recht deutlich werden, unterschied sich das matrokline Tier in keiner Weise von *Tr. alpestris*-Kontrolltieren, um so stärker aber von seinen Bastardgeschwistern, die einen, in bezug auf *Tr. alpestris* und *Tr. palmatus*, intermediären Habitus aufwiesen. Die Abbildung 3 zeigt eine Vergleichsserie von vier, 334 Tage alten, Tieren.

Typisch für *Triton palmatus* sind: das helle dorsale Längsfeld, die beiden lateral liegenden, dunklen Zickzackbänder, die helle mehr oder weniger unpigmentierte Flanke und die vereinzelten, kleinen Melanophorenflecken der Ventralseite (Abb. 3 a).

Für *Triton alpestris* sind charakteristisch: die recht dunkle Marmorierung des Rückens und der Seiten, die grossen, schwarzen Pigmentflecken der Flanken, die meist mehr oder weniger stark von Guanophoren umgeben sind, ferner die stets melanophorenfreie Ventralseite. Für Jungtiere ist der weissliche bis gelbe Nackenstreifen typisch (Abb. 3 d).

Aus den Photographien geht deutlich hervor, dass die beiden Tiere rechts (Abb. 3 c u. d), in bezug auf diese Artmerkmale, identisch sind, während das zweite Tier von links (Abb. 3 b) eine intermediäre Stellung zwischen den zwei Arten einnimmt.

4. Besprechung der Ergebnisse.

Eine Deutung der Resultate der ersten Versuchsserie (Kreuzung von *Tr. palmatus*-Ei mit *Tr. alpestris*-Sperma) ist schwer, vielleicht vorläufig noch unmöglich. Die Frage lautet: sind die beiden haploiden Keime merogonisch oder parthenogenetisch entstanden? Wir wissen nur, dass beide haploid sind, dass der eine das Glaesner Stadium 33 und der zweite das Stadium 37/38 erreichte. Sind sie parthenogenetisch entstanden, so besitzen sie eine harmonische *Tr. palmatus*-Kern-Plasma-Kombination. Sind sie aber merogonischen

Ursprungs, so stellen sie Bastardmerogone dar, mit dem Plasma von *Tr. palmatus* und den Chromatin von *Tr. alpestris*.

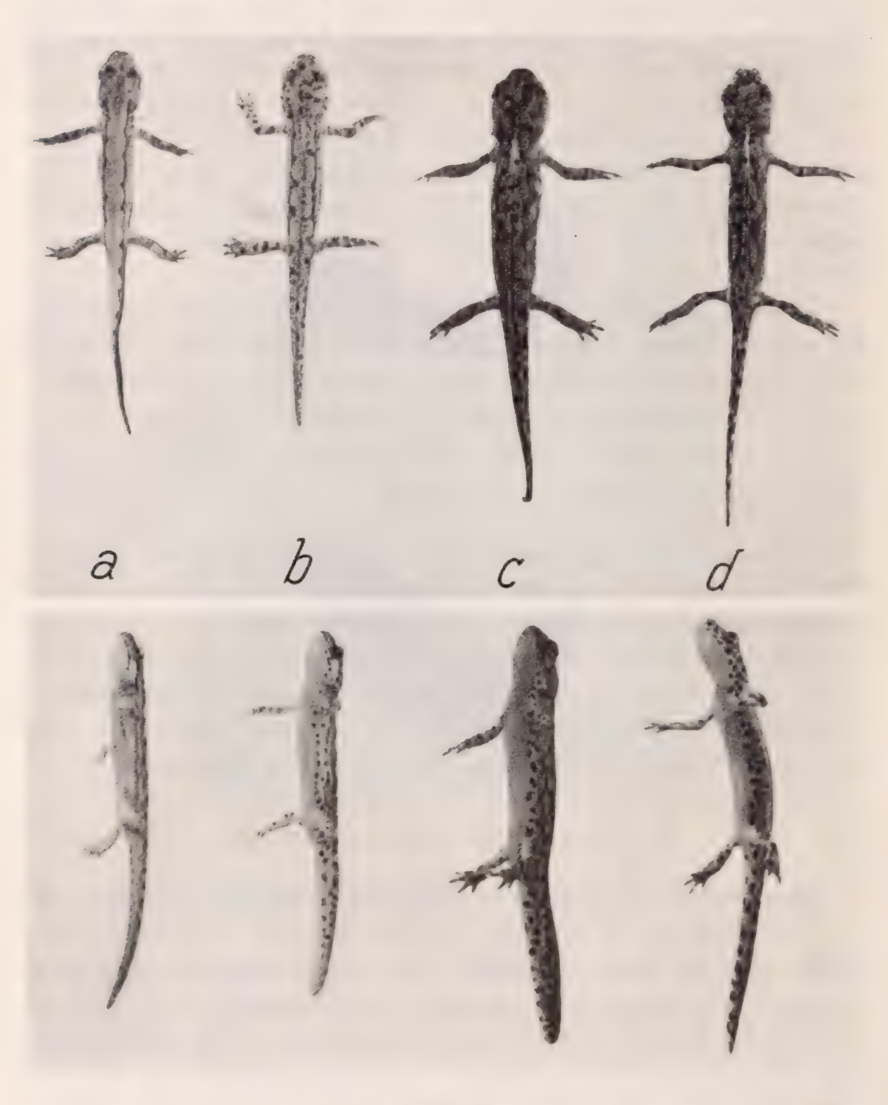


Abb. 3.

Obere Reihe: Dorsalansicht und untere Reihe: Seitenansicht von vier gleichalten Urodelen. *a)* *Triton palmatus*-Kontrolltier; *b)* intermediärer Bastard von *Tr. alpestris* ♀ u. *Tr. palmatus* ♂, *c)* parthenogenetischer *Tr. alpestris*, *d)* *Tr. alpestris*- Kontrolltier. Vergr. 1,4 ×.

Nach BALTZER (1921) erreicht diese bastardmerogonische Kombination die Entwicklungstufe vom Glaes. Stad. 30/32. Wir können also nicht entscheiden, ob parthenogenetische Entwicklung vorliegt oder aber eine höhere Entwicklungsleistung der bastardmerogonischen Kombination *Tr. palmatus*-Plasma und *Tr. alpestris*-Sperma möglich ist.

Eindeutiger sind die Ergebnisse der reziproken Experimente. Wie erhielten nur diploide Tritonen. Diejenigen Tiere, die intermediären Bastardhabitus aufweisen, sind normale, diploide Artbastarde, die durch Fusion des *Palmatus*- Spermakerns mit dem *Alpestris*-Eikern hervorgingen. Das einzige Ausnahmetier, welches nur *Triton alpestris*-Eigenschaften besizt (Abb. 3c), kann nur ein diploider „falscher Bastard" sein, ist also auf parthenogenetischem Wege entstanden. Das Ei muss durch das oder die artfremden Spermien aktiviert und durch die Kälte an der Bildung des 2. Polkörperchens verhindert worden sein, wodurch der diploide Chromosomensatz erhalten blieb. Dieser aber ermöglichte eine weitgehende Entwicklung des parthenogenetischen Tieres. Das artfremde Spermium hat sich nicht weiter an der Entwicklung beteiligt.

5. DISKUSSION.

Wir sind uns bewusst, dass die hier besprochenen Einzelfälle noch keine weiteren Schlüsse zulassen. Doch scheint eines festzustehen: O. HERTWIG zeigte, dass haploid-parthenogenetische Entwicklung bei Urodelen möglich ist. Aus unseren Versuchen geht hervor, dass auch diploid-parthenogenetische Individuen experimentell erhalten werden können, dass diese Tiere mindestens ein Jahr alt werden können und sich äusserlich durch nichts von ihren normalen Artgenossen unterscheiden.

Worauf beruhen nun die so krassen Unterschiede in den Resultaten der verschiedene Autoren ? Meiner Ansicht nach lassen sich

die Experimente von O. Hertwig und von uns nicht mit denen der anderen Autoren vergleichen. Bei Hertwig und uns wurden besamte Eier verwendet, die Erbsubstanz im einen Falle durch Bestrahlung mit radioaktiven Substanzen, im anderen Falle, mehr oder weniger zufällig, durch Bastardbesamung in Verbindung mit Kältebehandlung eliminiert.

Die anderen Autoren verwendeten ausnahmslos unbesamte Eier für ihre Versuche. Im *Triton*-Ei wird aber bei der Reifeteilung das Centrosom ausgeschaltet. Die parthenogenetische Entwicklung wird vielleicht nur dadurch ermöglicht, dass mit dem Spermium ein neues Centrosom ins Ei eingeführt wird. Vielleicht genügt aber auch ein, durch das Eindringen des Spermiums hervorgerufener, physikalischer oder chemischer Anstoss zur Auslösung der parthenogenetischen Entwicklung.

Wir werden versuchen haploid-und diploid-parthenogenetische Urodelen serienweise herszustellen, da diese zu verschiedenen Fragen, so z. B. zum noch immer ungelösten Problem der Geschlechtsbestimmung der Urodelen, interessante Beiträge liefern könnten.

6. Zusammenfassung.

a) Durch Kältebehandlung frisch besamter Eier von *Triton alpestris*, *Triton palmatus* und *Triton cristatus* konnte Heteroploidie ausgelöst werden.

b) Unsere Ergebnisse unterscheiden sich nicht von denen, die Fankhauser und seine Mitarbeiter an fremdländischen Urodelen erhielten.

c) Eier von *Triton palmatus* wurden mit *Triton alpestris*-Spermien besamt und mit Kälte behandelt. Das Resultat waren ein triploider Artbastard und 2 haploide Keime.

d) Es ist nicht möglich zu entscheiden, ob die beiden haploiden Embryonen merogonischen oder aber parthenogenetischen Ursprungs sind. Sind sie nicht parthenogenetisch, so stellen sie Bastardmerogone mit einer grösseren Entwicklungsleistung dar, als sie bis jetzt für die gleiche Bastardkombination beobachtet wurde.

e) Im reziproken Experiment wurden Eier von *Tr. alp.* mit *Tr. palm.*-Spermien besamt und darauf mit Kälte behandelt. Das Resultat sind 3 diploide Bastarde von intermediärem Aussehen und 1 rein matrokliner, diploider „falscher Bastard", der zweifellos parthenogenetischen Ursprungs ist. Durch die Kältebehandlung wurde wahrscheinlich die Bildung des 2. Polkörperchens verhindert, sodass der diploide Chromosomensatz erhalten blieb und eine weitgehende Entwicklung des parthenogenetischen Tieres ermöglichte. Das Chromatin des Spermiums nahm an der Entwicklung nicht teil.

f) Wir glauben, dass die positiven Resultate der Parthenogeneseversuche von O. Hertwig und uns darauf zurückzuführen sind, dass durch in das Ei eingedrungene Spermien entweder ein funktionsfähiges Centrosom eingeführt, oder aber ein physikalischer oder chemischer Entwicklungsanstoss ausgeübt wurde.

g) Der Ursprung der nach Kältebehandlung entstandenen haploiden, diploiden und triploiden Individuen wurde diskutiert. Der diploid-parthenogenetische *Tr. alp.* deutet an, dass ein Teil der haploiden und diploiden Tiere der Kälteexperimente parthenogenetischen Ursprungs sein könnte. Triploide Keime entstehen wohl durch Fusion eines, wegen der Kältebehandlung, unreduzierten diploiden Eikerns mit einem haploiden Spermakern.

h) Weitere Parthenogeneseversuche könnten interessante Aufschlüsse, auch in bezug auf die Geschlechtsbestimmung der Urodelen, liefern.

LITERATUR

Angel, F. et Lamotte, M. 1944, Annales des sciences nat., Zoologie et Biologie animale. — Baltzer, F. 1921, Verh. Schweiz. naturf. Ges. Neuenburg. 1934, Rev. Suisse de Zool. — Bataillon, E. 1904. Arch. Entw. mech. Org. — Bataillon, E. et Tchou-Su, 1929, Arch. Entw. mech. Org. — Belar, K. 1928, Hdb. Vererbungsw. I. — Böhringer, F. 1938, Arch. Entw. mech. Org. — Böök, J. A. 1941, Förh. fysiogr. Sällsk. Lund. 11. 1940, 1943, 1945, Hereditas. — Dalcq, A., 1932, Arch. Biol. Paris. — Fankhauser, G. 1938. Proc. Amer. phil. Soc., 79. 1939. J. Hered. 30, 1945, Quart. Rev. Biol. Vol. 20. — Fankhauser,

G. and Griffiths, R. B. 1939, Proc. nation. Ac. Sci. Washington, 25. — Fischberg, M. 1944, 1945, Rev. Suisse Zool., 1947, Genetica. — Glaesner, L. 1925, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolches *(Molge vulgaris)*. Jena, Verlag Gustav Fischer. — Griffiths, R. B. 1941, Genetics, 26. — Hertwig, G. 1913, Arch. mikr. Anat. 81. — Hertwig, O. Arch. mikr. Anat. 82. — Hertwig, P. 1916, Arch. mikr. Anat. 87. — Kawamura, T. 1939, J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 1, Vol. 6. — Parmenter, C. L. 1933, J. Exp. Zool. 66. 1940, J. Morph. 66. — Pincus, G. 1939, J. exp. Zool. 82. — Poll, H. nach Hertwig, O. 1913. — Rostand, J. 1933, 1934, 1936, C. R. Soc. Biol. Paris. 1938, Act. Sci. Industr. — Schönmann, W. 1938, Arch. Entw. mech. Org. — Thibault, Ch. 1947, C. R. séances Acad. Sci. t. 224. — Wagner, C. E. 1944. Senior Thesis. Princeton Univ. — Winkler, H. 1916, Z. Bot., 8.

Hadorn, E. Zürich. Einfluss des embryonalen und frühlarvalen Gehirns auf die Gestalt der Rumpf-Schwanz-Region bei Triton. Kein Referat eingegangen. Die Arbeit wird demnächst im 4. Fascikel dieses Bandes erscheinen.

Tome 54, nº 19. — Août 1947

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

Direktor: Prof. Dr. B. Peyer.

Ueber den Zahnwechsel bei Selachiern

von

Hans Heinrich LANDOLT

von Zürich.

Mit 35 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS

VORWORT

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke ich meinem verehrten Lehrer Prof. Dr. W. HESS, auf dessen Veranlassung Prof. Dr. B. PEYER mir das Thema zur Bearbeitung überwies. Für die Untersuchung konnte das gleiche Material verwendet werden, das schon für die Dissertation von E. MARQUARD (1946) Verwendung gefunden hatte. Es stammt aus den Naturhistorischen Museen von Basel (Vorstand † Dr. W. BERNOULLI), von Bern (Vorstand Prof. Dr. F. BAUMANN) und von Genf (Vorstand Dr. P. REVILLIOD). Ich spreche auch meinerseits den genannten Herren meinen besten Dank aus. Sodann wurden die Bestände des Zoologischen Museums der Universität Zurich herangezogen. Herrn Prof. Dr. med. H. R. SCHINZ, Direktor des Röntgen-Institutes der Universität Zürich, bin ich für die Anfertigung von Röntgenaufnahmen zu grossem Dank verpflichtet. Bei der Ausführung der präparatorischen Arbeiten wurde ich vom Personal des Museums in tatkräftiger Weise unterstützt. Auch ihm gilt mein Dank. Prof. Dr. B. PEYER widmete den Untersuchungen persönlich viel Arbeit, wofür ihm mein aufrichtiger Dank gebührt. Oberassistent Dr. E. KUHN unterstützte mich in dankenswerter Weise namentlich mit Literaturnachweisen.

EINLEITUNG

Bei den Beschreibungen des Selachiergebisses aus älterer Zeit wurden hauptsächlich die funktionierenden Zähne berücksichtigt, so namentlich in den grundlegenden Werken von L. AGASSIZ (1833-1843) und von J. MÜLLER und J. HENLE (1841). Ansichten ganzer Querreihen von Zähnen sind verhältnismässig selten. Als eine der künstlerisch schönsten sei die Darstellung des Gebisses von Carcharodon rondeletii bei Nicolaus STENO (1667, Tabula I) hervorgehoben. Aus neuerer Zeit seien von Darstellungen ganzer Gebisse die Abbildungen bei M. RAUTHER (1940) erwähnt, die teils Originalfiguren darstellen, teils der Literatur entnommen sind. Noch seltener sind Schliffbilder durch ganze Querreihen von Zähnen, wie z.B. das Anschliffbild eines Unterkiefers von Lamna bei R. OWEN (1840-1845, Plate 5). Die von E. MARQUARD (1946) für seine Dissertation angefertigten Schliffpräparate konnte ich für die vorliegende Untersuchung heranziehen, wobei entsprechend der Verschiedenheit der Untersuchungsaufgabe in der Wiedergabe der

Abbildungen eine Vereinfachung vorgenommen werden konnte (siehe Abb. 21.).

Die mir gestellte Aufgabe bestand im Wesentlichen in einer Erfassung der Stellungsänderungen, die der einzelne Zahn vom Zeitpunkt der Bildung des Zahnscherbchens bis zum Zeitpunkt seines Ausfallens durchmacht. Für diese speziellen Verhältnisse finden sich in der Literatur nur wenig genaue Angaben, sodass sich die folgenden Ausführungen ausschliesslich auf eigene Beobachtungen stützen. Dagegen enthalten die grösseren Werke, namentlich die Monographie von S. Garman (1913) viele wertvolle Angaben über die Formwandlung des Gebisses mancher Selachier während der Ontogenese.

Ein zweiter Teil der Aufgabe bestand darin, die Ergebnisse der vergleichenden Betrachtung des Zahnwechsels bei den Selachiern unter Einbeziehung der fossilen Formen mit der auf Grund anderer Organisationsmerkmale vorgenommenen systematischen Gruppierung der Haifische zu vergleichen.

1. UNTERSUCHUNGSMATERIAL UND UNTERSUCHUNGSTECHNIK

Das Untersuchungsmaterial bestand zum grössten Teil aus trocken konservierten Gebissen von Haifischen, nicht nur aus den Beständen der Zürcher Sammlung, sondern auch aus den Museen von Basel, Bern und Genf. Eine Anzahl der Stücke waren nicht bestimmt. Auch fehlte zum Teil eine Herkunftsbezeichnung, da es sich meist um älteren Museumsbesitz handelte. Eine sichere Artbestimmung allein auf Grund des Gebisses ist bei Haifischen nicht immer möglich. Trotzdem waren auch solche nicht ganz genau bestimmbare Stücke für die vorliegende Arbeit wertvoll. Für die Abbildungen wurden nach Möglichkeit Stücke mit Herkunftsbezeichnung verwendet.

Die Untersuchung bestand hauptsächlich in einer genauen Beobachtung der makroskopisch oder unter der Lupe sichtbaren Verhältnisse. Die Abbildungen wurden meist auf Grund von vergrösserten photographischen Aufnahmen ausgeführt. Gelegentlich konnten Röntgenaufnahmen, welche für andere Zwecke angefertigt worden waren, herangezogen werden. Die präparatorische

Arbeit bestand zur Hauptsache in der Anfertigung von Schliffpräparaten durch ganze Querreihen von Zähnen; es wurden teils Dünnschliffe, teils Anschliffe verwendet.

Bei Dünnschliffen durch die Kiefer von rezenten Sechachiern pflegt sich nicht selten infolge von Quellung die ursprüngliche Form zu verändern; deshalb wurden in den Fällen, wo die Erhaltung der Gesamtform angestrebt wurde, Anschliffpräparate vorgezogen. Auch bei diesen sind in der Regel die ursprünglichen Formverhältnisse durch die Schrumpfung des Präparates während des Eintrocknens verändert. Diese Formveränderungen erweisen sich jedoch für die vorliegende Untersuchungsaufgabe als mehr oder weniger belanglos. Dünnschliffe geben über den Bau der Zähne genauere Auskunft, als blosse Anschliffbilder, aus denen im allgemeinen nur der Gesamtcharakter des Baues zu erkennen ist.

Eine Hauptaufgabe der vorliegenden Untersuchung bestand darin, die Stellungsänderungen zu verfolgen, die der einzelne Zahn vom Moment der Bildung eines Zahnscherbchens, das sich auch im Trockenpräparat mehr oder weniger erhält, bis zum Zeitpunkte seines Ausfallens durchmacht. In manchen Fällen, wie z. B. beim Rajiden-Gebiss, erfolgt diese Stellungsänderung in einer ganzen Reihe von ungefähr gleich grossen Teilbewegungen, in anderen Fällen dagegen erfolgt der Hauptteil der Stellungsänderung erst zu der Zeit, wo der Ersatzzahn seine definitive Stellung für das Funktionieren auf dem Kieferrande bezieht.

Der Selachierzahn wandert während seines Bestehens vom lingualen Rande des bezahnten Areales in labialer Richtung bis auf die Höhe des Kieferrandes und in manchen Fällen auf die Aussenfläche des Kiefers, wo er nach dem Ausfallen seiner Vorgänger an der Stelle, wo die Gebissbezahnung an die Hautzähnchen des Integumentes grenzt, schliesslich selber ausfällt; siehe Abb. 6. In manchen Fällen stehen in einer Querreihe von Zähnen gleichzeitig mehrere Zähne in Funktion, in anderen Fällen dagegen nur ein einziger. Die Positionsänderungen des einzelnen Zahnes bestehen einerseits in einem Wandern in linguo-labialer Richtung, anderseits in einer Drehbewegung von vershiedenem Ausmass.

Bei dem Versuche, diese Verhältnisse schematisch darzustellen, musste davon abgesehen werden, den Betrag der Wanderung in linguo-labialer Richtung zum Ausdruck zu bringen, um dafür die schrittweise Aufrichtung um so deutlicher im Schema festzuhalten.

Bei der Schematisierung wurden aus geometrischen Gründen die Verhältnisse in der Weise vereinfacht, dass ein kreisrunder Querschnitt des Kieferknorpels der Darstellung zu Grunde gelegt wurde, weil sich so die Drehbewegungen, die der einzelne Zahn bei seiner Wanderung in die definitive Stellung ausführt, übersichtlicher zeigen lassen. Dies konnte um so eher geschehen, als so weit als möglich diesem Kreisschema das wirkliche Querschnittsbild des Kiefers mit den tatsächlichen Lagebeziehungen der Zähne beigegeben wurde. Um die Drehbewegungen, die der Zahn bei seinem

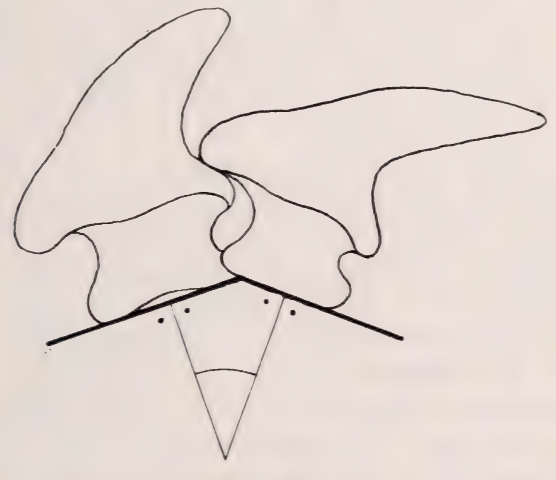


Abb. 1.

Schematische Darstellung der Drehbewegung, die ein Selachierzahn bei seinem Vorrücken in linguo-labialer Richtung ausführt. Das Ausmass dieser Drehung wird durch den Positionsänderungswinkel ausgedrückt. Vergl. hierzu Abb. 3, 6, 7, 34 und 35.

Vorrücken zur definitiven Stellung ausführt, quantitativ in Winkelmassen angeben zu können, wurde es notwendig, diese Winkel zu benennen. Ich bezeichne zu diesem Zwecke die Zähne und Zahnanlagen einer Querreihe von Zähnen mit römischen Zahlen, wobei der am labialen Ende der Reihe gelegene Zahn mit I bezeichnet wird, sein lingualer Nachbar in der Querreihe mit II usw. Die Stellungsdifferenz zwischen Zahn II und Zahn I entspricht der Drehbewegung, welche Zahn II ausführen muss, um nach Ausfall von Zahn I in dessen Stellung zu gelangen, die Stellungsdifferenz zwischen Zahn III und Zahn II der Drehbewegung, die Zahn III

ausführen muss, um in die Stellung von Zahn II zu gelangen. Ich bezeichne diese Winkel als Positionsänderungswinkel (vergl. Abb. 1 und 3) und zwar den erstgenannten Winkel als Positionsänderungswinkel II-I, den folgenden als Positionsänderungswinkel III-II usw. In manchen Fällen kann es vorkommen, dass ein weit lingualwärts gelegener Zahn schon mehr aufgerichtet ist, als sein labialer Nachbar. Dies ist namentlich dann zu beobachten, wenn es sich um Zähne mit sehr hohem Sockel handelt. Bei den lingualwärts gelegenen frühen Stadien ist zwar wohl das Zahnscherbchen der Krone schon angelegt, nicht aber der Sockel. Derartige Zahnscherbchen können eine aufgerichtetere Stellung aufweisen, als ihre schon mit Sockel versehenen labialen Nachbarn in der gleichen Querreihe von Zähnen. Um auch solche Fälle im Schema zum Ausdruck zu bringen, wurden sie auf einem zweiten Kreise von kleinerem Radius eingezeichnet (siehe z. B. Abb. 31); um die Möglichkeiten des Schemas voll auszunützen, wurde ferner durch ausgetuschte Dreiecke angegeben, welche Zähne in voller Funktion stehen, während ausgebildete, aber anscheinend noch nicht voll funktionierende Zähne durch schraffierte Dreiecke und Zahnscherbchen durch nicht ausgefüllte Dreiecke angegeben wurden.

Obwohl eine grössere Anzahl von möglichst zuverlässigen Winkelmessungen vorgenommen wurde, wäre es völlig zwecklos, grosse Genauigkeit der Winkelmessung anzustreben, da der Betrag der Drehung auch bei gleichartigen Positionswechsel, also z. B. beim Schritte von II zu I, nicht nur in den verschiedenen Querreihen eines und desselben Gebisses, sondern auch in der entsprechenden Querreihe der anderen Kieferhälfte oder bei Untersuchung anderer Individuen der gleichen Art beträchtlich variieren kann. Trotzdem dürfte diese Art der Darstellung, die nur beträchtliche Unterschiede erfassen will, von Wert sein, wie aus einem Vergleich der verschiedenen Kreisschemata, z. B. von Abb. 3 und Abb. 35 ohne weiteres hervorgeht.

Der Vollständigkeit halber sei hier noch erwähnt, dass ich die Ordnungszahl der Querreihen mit arabischen Zahlen angebe, wobei die Zählung in der Richtung von der Symphyse zum Kieferwinkel erfolgt und wobei eine eventuell vorhandene symphyseale Reihe als nullte Reihe bezeichnet wird.

2. UNTERSUCHUNG DES ZAHNWECHSELS

a) Rajiden.

Hinsichtlich ihres Körperbaues zeigen die Rajiden, wie die Rochen überhaupt, nicht den mutmasslich ursprünglichen Skelettbau, sondern sie erweisen sich als in einer bestimmten Richtung spezialisiert, indem die Brustflossen eine übermässige Ausdehnung gewannen und dadurch zur dorsoventral abgeplatteten Rochengestalt führten. Die Gründe dafür, warum es geboten war, bei der vergleichenden Betrachtung des Gebisses gerade diese Gruppe an den Anfang zu stellen, werden am Schluss des vorliegenden Abschnittes, sowie in der vergleichenden Betrachtung (siehe p. 357) auseinandergesetzt.

Von Werken, in denen sich Abbildungen des Gebisses von *Raja* und von anderen Rochen finden, seien hier genannt L. Agassiz (1833-1843, Vol. III, Tab. D, H und R), J. Müller und J. Henle (1841), R. Owen (1840-1843, Plate 23-27), S. Garman (1913). Besonders zahlreiche Originalabbildungen von Gebissen verschiedener Raja-Arten, und zwar von männlichen und von weiblichen Tieren in verschiedenen Altersstadien, finden sich bei Robert S. Clark (1926). Auch M. Rauther (1940) hat bei der Behandlung des Fischgebisses in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches dem Rochengebiss eine Anzahl von Abbildungen gewidmet. Zum Zahnbau von *Raja* vergl. B. Peyer (1927, Abb. 57), sowie B. Peyer (1945) und sodann namentlich E. Marquard (1946). In der letztgenannten Arbeit ist auch die Bildungsweise der Hartsubstanzen beschrieben. Die Zähne von *Raja* bestehen nur aus Orthodentin; es kommt nicht zur Bildung von Trabekulardentin.

Für das Gebiss von *Raja* sind folgende Züge charakteristisch:

1. Es bestehen keine grösseren Unterschiede in der Ausbildung der Bezahnung der Palatoquadrata und derjenigen der Meckel'schen Knorpel, sondern beide sind durchaus gleichartig.

2. Die Form- und Grössenunterschiede der Zähne innerhalb der oberen Gebisspartie einerseits, der unteren Gebisspartie anderseits, sind nicht bedeutend. Von der Symphyse bis zum Kieferwinkel erfolgt eine sehr allmähliche Grössenabnahme und gleichzeitig eine Höhenabnahme der nach hinten bzw. innen gekrümmten

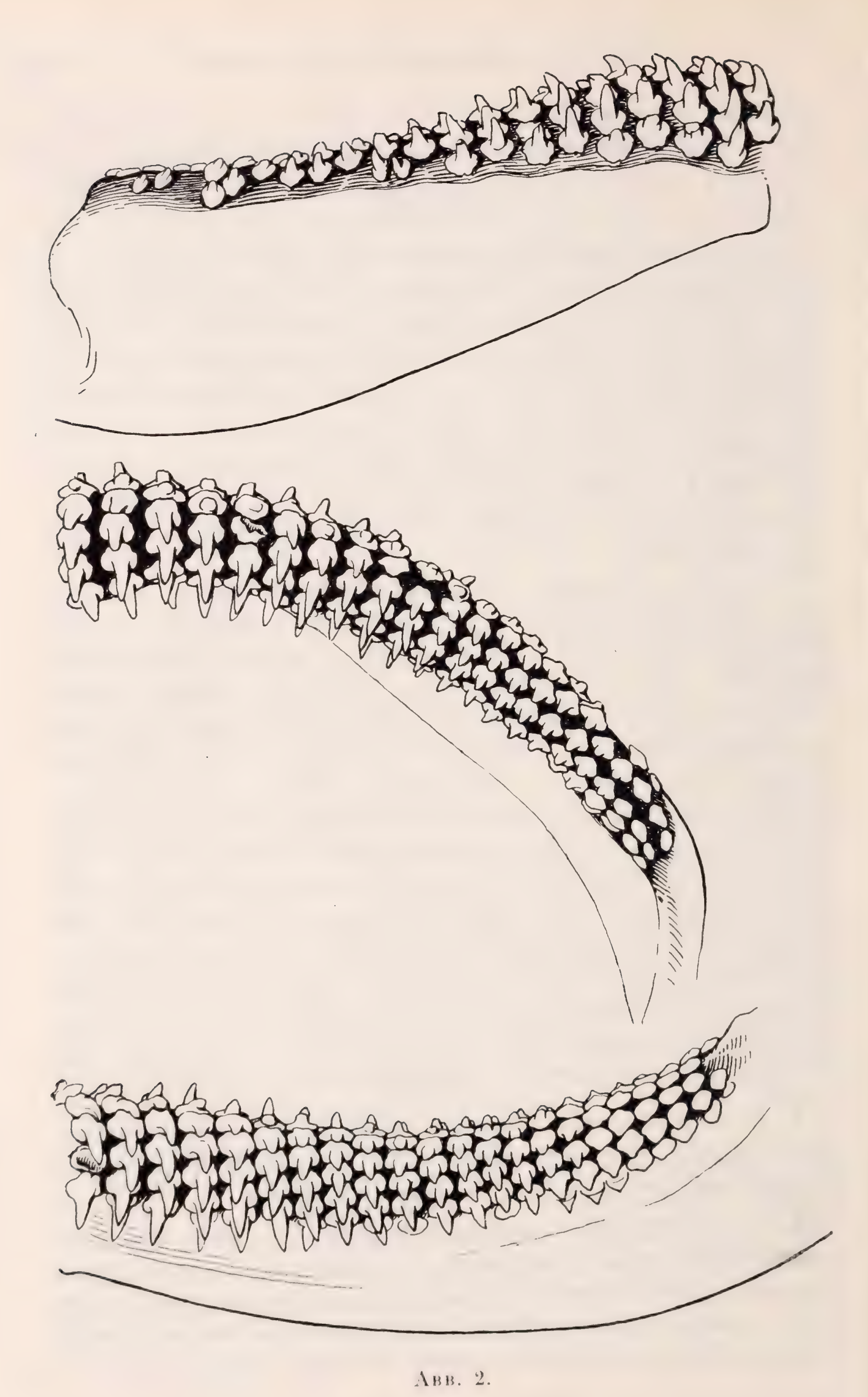


Abb. 2.

Raja cf. *clavata* Rond.
Ansicht der rechten Unterkieferhälfte von aussen (oberste Fig.), von oben (mittlere Fig.) und von innen (unterste Fig.). Nat. Gr.

Hauptspitze des Zahnes. Vom Geschlechtsdimorphismus, der bei *Raja* oft in sehr ausgesprochener Weise zu Tage tritt, wird später die Rede sein.

3. In einer Querreihe von Zähnen (Zahnfamilie) steht gleichzeitig eine ganze Anzahl von Zähnen in Funktion. Wenn Zähne in der mehr labialwärts gelegenen Zone, die sichtlich in voller Funktion stehen, dies oft durch Zeichen von erfolgter Usur erkennen lassen, so ist doch im Einzelfalle an Trockenpräparaten von Gebissen oft nicht sicher zu entscheiden, ob ein Zahn schon funktioniert oder nicht. Die Uebernahme der Funktion geschieht allmählich.

4. Mit diesen Verhältnissen hängt es zusammen, dass die Positionsänderungswinkel II-I, III-II, IV-III usw. alle unter sich etwa gleich und von geringer Grösse sind; siehe Abb. 3. In Worten ausgedrückt will das folgendes sagen: Die Gesamtpositionsänderung, die ein einzelner Zahn erfährt von dem Zeitpunkte an, wo am lingualen Ende der Querreihe das Zahnscherbchen eben erst gebildet worden ist, bis zu dem Zeitpunkte, wo er, am labialen Ende der Querreihe angelangt, schliesslich ausfällt, setzt sich zusammen aus einer bedeutenden Anzahl von kleinen einzelnen Stellungsänderungen von ungefähr gleichem Ausmass.

5. Hinsichtlich der Lagebeziehungen von Zähnen benachbarter Querreihen ist folgendes hervorzuheben: Die Zähne benachbarter Querreihen stehen in der Regel nicht auf gleicher Höhe, sondern sie sind alternierend angeordnet. Demgemäss verläuft z.B. die Längsreihe von Zähnen, welche die Höhe des Kieferrandes einnimmt, oder eine Längsreihe am labialen Rande des bezahnten Oberkiefers, nicht ganz geradlinig, sondern in leichtem Zickzack, indem stets auf einen Zahn in etwas mehr labialer Position ein solcher in etwas mehr lingualer Position folgt. Mit dieser alternierdenden Stellung hängt zusammen, dass in der Regel die gerundet rautenförmige Basis eines Zahnes mit ihrem mesialen und ihrem distalen Vorsprung in den Zwischenraum eingreift, der von je zwei Zähnen der Nachbarreihe begrenzt wird. Deutlicher als bei *Raja* ist dieses Eingreifen bei denjenigen Rochengebissen, deren niedrige rautenförmige Zähne ein völlig geschlossenes Pflaster bilden. Das gleiche ist bei *Mustelus* der Fall; siehe Abb. 4 und Abb. 5.

Wie aus Abb. 2 hervorgeht, finden sich selbst innerhalb der einen Unterkieferhälfte von *Raja* alle Uebergänge von ausgesprochenem Ineinandergreifen der Zähne benachbarter Querreihen bis zu völliger Distanzierung der Reihen. Distanzierung findet sich, wofern sie überhaupt ausgebildet ist, namentlich in der Symphysengegend und in den benachbarten Gebisspartien, während die dicht gedrängte alternierende Stellung am ausgesprochensten gegen den

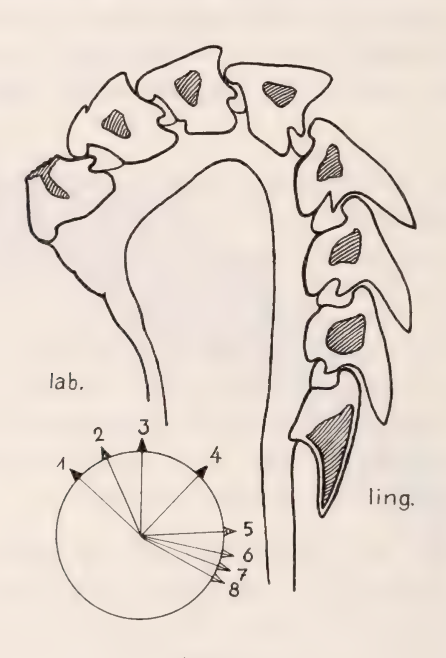


Abb. 3.

Raja cf. *clavata* Rond.

Schnitt durch die 10. Querreihe von Zähnen im linken Unterkiefer in Distalansicht, sowie Kreisschema der Positionsänderungswinkel. In diesem Schema bedeutet 1 den am weitesten labial gelegenen, dem Ausfall nahen Zahn, 8 den am weitesten lingual gelegenen Ersatzzahn, der erst in Bildung begriffen ist. Schwarz ausgefüllte Dreiecke bedeuten voll ausgebildete, in Funktion stehende Zähne, nicht ausgefüllte Dreiecke noch nicht funktionierende, in Bildung begriffene Ersatzzähne, schraffierte Dreiecke intermediäre Zustände. Der von den Radien 2 und 1 umschlossene Positionsänderungswinkel 2—1 gibt das Mass der Drehung an, die Zahn 2 ausführen muss, um nach dem Ausfall von 1 in dessen Position zu gelangen, der Winkel 3—2 die Drehung, die Zahn 3 ausführen muss, um in die Position von 2 zu gelangen u.s.w. Im Texte wurden zur Bezeichnung der Positionsänderungswinkel durchwegs römische Zahlen verwendet, weil die arabischen Zahlen schon zur Numerierung der Querreihen Verwendung gefunden hatten. Zur Vereinfachung ist der Kieferquerschnitt als Kreis gezeichnet. Ca. 3,4 × nat. Gr.

Kieferwinkel hin auftritt. Eine Fülle von verschiedenen Zuständen zeigen in dieser Beziehung die zahlreichen Abbildungen von Rochengebissen in der Arbeit von Robert S. Clark (1926).

6. Die genannten gegenseitigen Lagebeziehungen sind von Bedeutung für die Abwicklung des Zahnnachschubes. Bei dichter Zahnstellung und dementsprechend weitgehendem Ineinandergreifen der Zähne benachbarter Querreihen ist ein schnelleres Vorrücken der Zähne in einer einzelnen Querreihe ausgeschlossen, weil sie nicht an den Nachbarn vorbeipassieren könnten, bei ausgesprochener Distanzierung dagegen besteht an sich die Möglichkeit eines schnelleren Vorrückens der Zähne in einer einzelnen Querreihe. Wenn auch trotz der Distanzierung im allgemeinen die alternierende Stellung gewahrt bleibt, so lässt sich doch tatsächlich beobachten, dass bei distanzierter Stellung gelegentlich Zähne von drei benachbarten Querreihen auf gleicher Höhe stehen, d. h. in einer parallel zum Kieferrande verlaufenden Geraden liegen.

7. Hinsichtlich der dichteren oder distanzierten Stellung der Querreihen von Zähnen können Gebisse von nahe verwandten Rochenarten bedeutende Unterschiede aufweisen. Wie weit auch innerhalb einer und derselben Art Altersunterschiede von Bedeutung sind, entzieht sich meiner Kenntnis, da mir das nötige Vergleichsmaterial fehlt. Auf jeden Fall ist aus den Abbildungen in der Arbeit von Robert S. Clark zu ersehen, dass der Geschlechtsdimorphismus des Rochengebisses sich auch in dieser Hinsicht auswirkt, indem in den Gebissen von männlichen Rochen die distanzierte Stellung häufiger zu sein scheint. Man vergl. hierzu z. B. die Abbildungen von *Raja lintea* Fries ♂ und ♀, *loc. cit.* Fig. 35 und 36, sowie von *Raja batis* L. ♂ und ♀, *loc. cit.* Fig. 40 und 41.

Aus Mangel an ausreichendem Untersuchungsmaterial konnte von weiteren Rochengebissen nur das hochgradig durophag spezialisierte Gebiss von *Myliobatis* untersucht werden, von dem in einem späteren Abschnitt die Rede sein wird. Dem in theoretischer Hinsicht bedeutsamen Gebiss von *Rhynchobatis* wird eine besondere Untersuchung gewidmet werden.

Aus einem Vergleich des Rochengebisses mit demjenigen etwa von *Lamna*, *Carcharias*, *Notidanus* oder *Scymnus* einerseits und mit den Hautzähnchen des Integumentes anderseits dürfte hervorgehen, dass es gerechtfertigt ist, vom vergleichend anatomischen

Standpunkte aus die Verhältnisse des Rochengebisses als einigermassen ursprünglich zu werten. Dass sich im Rochengebiss möglicherweise primitive Zustände erhalten haben, könnte vielleicht gerade mit der besonderen Spezialisierung des Rochenkörpers, mit der gewaltigen Ausdehnung der Brustflossen zusammenhängen, denn dadurch, dass die Brustflossen sich links und rechts vom Munde vorschoben, wurde er zu einer unbedeutenden Querspalte inmitten der ausgedehnten flachen Körperscheibe. Mit dieser Entwicklung war offenbar die Möglichkeit einer besonderen Ausgestaltung bestimmter Gebisspartien für spezielle Aufgaben, wie etwa zu Fangzähnen im vorderen Gebissteil von *Lamna*, von vorne herein abgeschnitten. Es blieb nur die durophage Spezialisierung des ganzen Gebisses, wie sie bei den Myliobatiden eintritt. So ist es denkbar, dass beim Grossteil der Rochen gerade die Spezialisierung der Brustflossen eine weitere Differenzierung des Gebisses verhinderte und so zur Konservierung eines Zustandes des Gebisses beitrug, der vom vergleichend anatomischen Standpunkte aus als ursprünglich bewertet werden muss.

b) Musteliden.

Mustelus laevis: Das mir vorliegende Exemplar, ein Trockenpräparat von Neurocranium und Visceralskelett aus dem Musée d'Histoire Naturelle in Genf, trägt die Herkunftsbezeichnung Dieppe. Laut S. Garman hat der Name jetzt *Galeorhinus mustelus* (Raf.) zu lauten. Wie aus den Abb. 4 und 5 ersichtlich, ist das Gebiss in seinem ganzen Habitus durchaus rochenartig. Eine dem Werke Tierwelt der Nord- und Ostsee entnommene Abbildung des Unterkiefers von *Mustelus vulgaris* ist bei M. Rauther (1940, Abb. 219) reproduziert. Die kleinen Zähne von rautenförmigen oder oblongem Grundriss bilden zusammen ein dichtes Pflaster. Oben und unten sind im Ganzen je etwas über 60 Querreihen vorhanden. Eine genaue Zählung ist deswegen nicht möglich, weil, namentlich im Unterkiefer, die Anordnung der Zähne etwas unregelmässig wird. An Rajiden erinnern nicht nur die gleichmässige Grössenabnahme von der Symphysengegend bis zum Kieferwinkel und die alternierende Stellung der Zähne benachbarter Querreihen, sondern auch der Zahnbau und die Verhältnisse des Zahnwechsels. Aus den Uebersichtsbildern des Ober- und Unterkiefers, namentlich aber aus

Abb. 6, einem Schnitt durch den linken Unterkiefer, geht hervor, dass gleichzeitig eine grössere Anzahl von Zähnen in voller Funktion stehen, während die am meisten lingual gelegenen Zähne erst in Ausbildung begriffen sind und noch nicht funktioniert haben dürften. Wie bei *Raja*, so ist auch hier keine Spur von Trabekular-

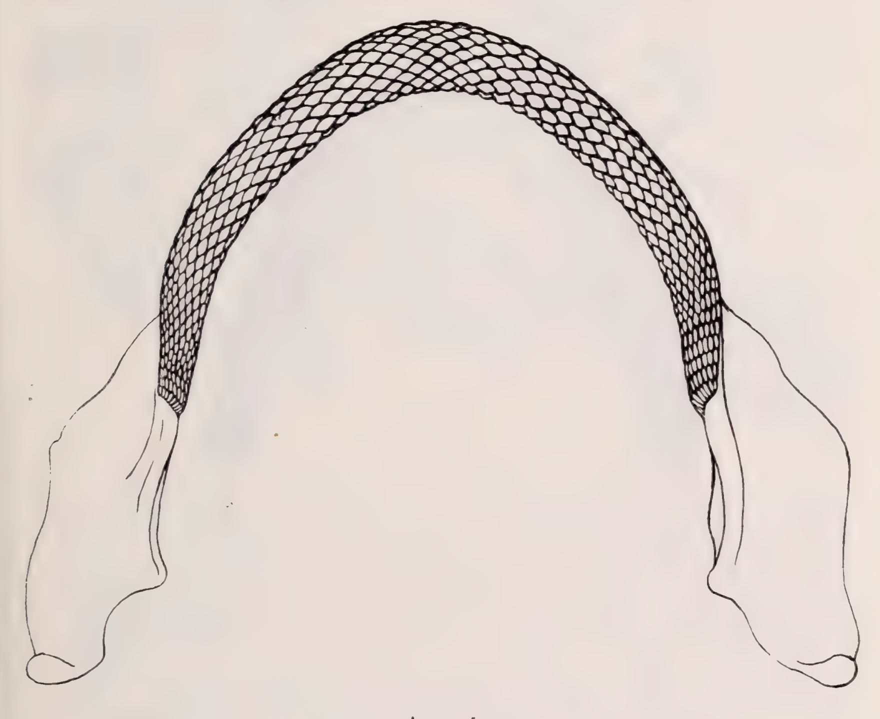


ABB. 4.
Mustelus laevis Salv. sp. (= *Galeorhinus mustelus* Raf. sp.).
Ansicht der Bezahnung der Palatoquadrata. 2 × nat. Gr.

dentin vorhanden; der Zahn erfährt dadurch eine Verfestigung, dass sich an der Wandung der ursprünglich weiten Pulpahöhle nach innen immer neue Lagen von Orthodentin ablagern. Die Schleimhautzähnchen, welche in ziemlicher Ausdehnung oben und unten die vordere Partie der Mundhöhle auskleiden, sind an dem Präparate gut erhalten, ebenso an einer Stelle des Unterkiefers nahe der Symphyse die Hautzähnchen des Integumentes, welche die Aussenfläche des Unterkiefers bekleiden. Sie haben etwa die gleiche Grösse, wie die oben genannten Schleimhautzähnchen.

Obwohl die Untersuchung der integumentalen Hartgebilde nicht in den unmittelbaren Aufgabenkreis der vorliegenden Arbeit gehört, war es in diesem Falle geboten, die Abbildung des Schnittes durch den Unterkiefer auch auf die Hautzähnchen auszudehnen, weil der Grössenunterschied zwischen Hautzähnchen und Gebisszähnchen infolge der geringen Dimensionen der Gebisszähne bei *Mustelus*

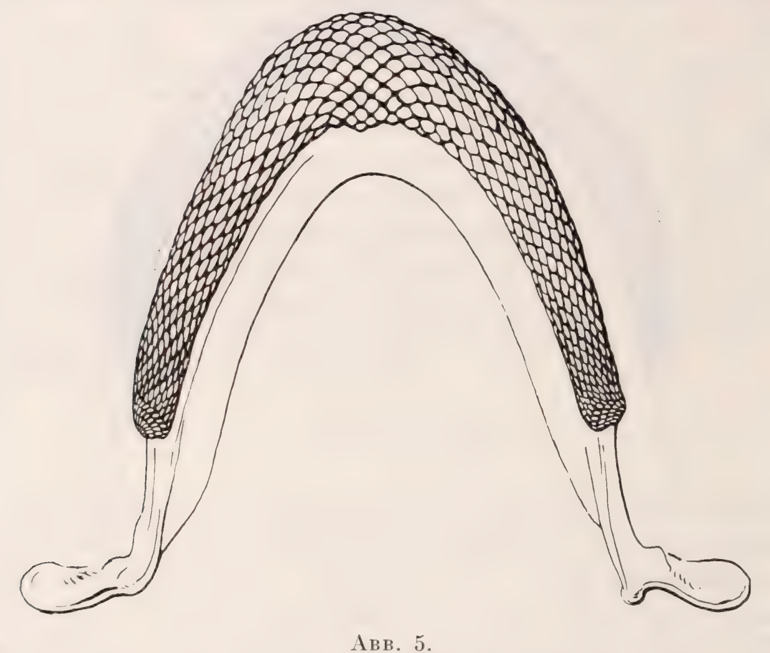


Abb. 5.
Mustelus laevis Salv. sp. (= *Galeorhinus mustelus* Raf. sp.).
Ansicht der Bezahnung des Unterkiefers. 2 × nat. Gr.

laevis bei weitem nicht so gross ist, wie sonst meist bei Selachiern, und weil überdies hier Hautzähnchen und Gebisszähnchen im Schnittbilde ähnliche Formverhältnisse und ähnlichen Bau aufweisen. Für die Illustration der wohlbegründeten Vorstellung, dass Hautzähnchen und Gebisszähnchen morphologisch gleichwertig sind und dass die Gebisszähne lediglich dadurch, dass sie in den Dienst der Nahrungsaufnahme traten, bedeutendere Grösse und besondere Ausgestaltung erlangten, gibt es wohl kaum ein geeigneteres Beispiel, als *Mustelus*. Das Präparat musste aus technischen Gründen insofern unvollständig bleiben, als die Schleim-

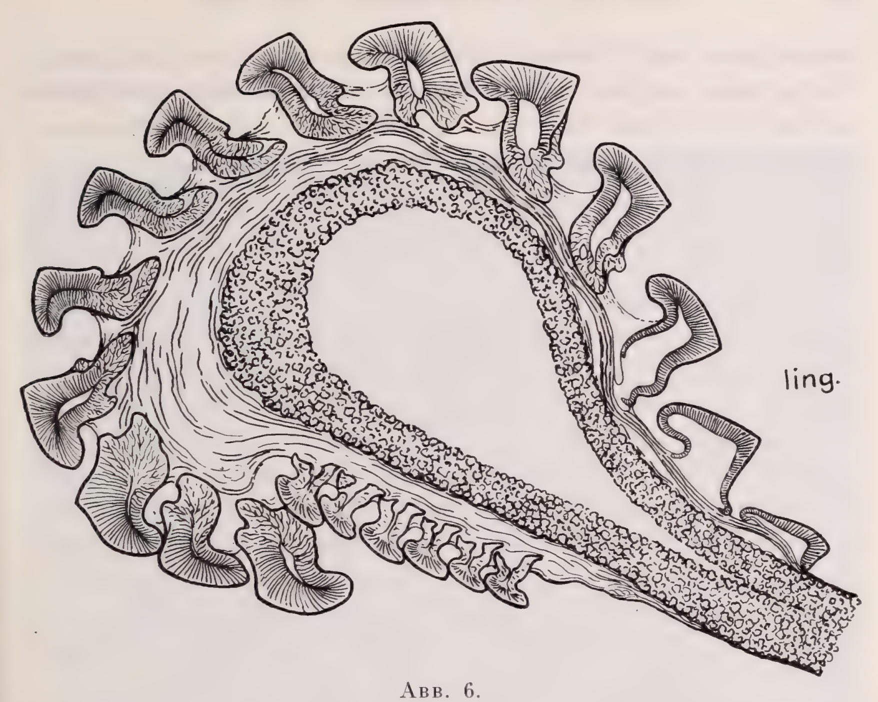


Abb. 6.

Mustelus laevis Salv. sp. (= *Galeorhinus mustelus* Raf. sp.).
Schnitt durch die 5. Querreihe von Zähnen des linken Unterkiefers in Distalansicht. Zeichnung nach Photographie. Da die Zähne der Querreihe nicht genau in einer Ebene liegen, sind sie auf dem Vertikalschliff nicht alle axial getroffen; daher die Verschiedenheit im äusseren Umriss der Zähne und im Umriss der Pulpahöhle. Die sechs in einer Reihe liegenden kleinen Zähne in der Mitte des unteren Bildrandes sind Hautzähnchen des Integuments. Der links an sie angrenzende, viel grössere Gebisszahn scheint dem Ausfallen nahe zu sein. Darstellung des Baues der Zähne leicht schematisiert. Immerhin ist ersichtlich, dass die drei am weitesten lingual gelegenen Ersatzzähne erst in Bildung begriffen sind. Ca. 13 × nat. Gr.

hautzähnchen, welche die Mundhöhle auskleiden, infolge fehlenden Zusammenhanges unter den erhaltenen Teilen nicht mit einbezogen werden konnten.

Hinsichtlich der Positionsänderung, welche die Gebisszähne von der Anlage des Zahnscherbchens bis zum Ausfallen des abgebrauchten Zahnes an der

Abb. 7.

Mustelus laevis Salv. sp. (= *Galeorhinus mustelus* Raf. sp.).
Kreisschema der Positionsänderungswinkel für die 5. Querreihe von Unterkieferzähnen; vergl. die Abb. 3 und 6.

Aussenfläche des Kiefers erfahren, liegen durchaus gleichartige Verhältnisse vor, wie bei den Rajiden. Für eine genauere Untersuchung der Art und Weise des Ausfalles reichte der Erhaltungszustand des Trockenpräparates nicht aus.

c) Cestracion.

Die Bedeutung des Gebisses des Port Jackson-shark für die vergleichende Betrachtung liegt hauptsächlich darin, dass es einen Gebisstypus darstellt, bei dem nur einige wenige Vertikalreihen von Zähnen im Zusammenhang mit durophager Diät bedeutsame Umwandlungen erfahren haben. Diese Gattung wird deshalb in die vorliegende Studie einbezogen, obschon ich hierüber keine eigenen Untersuchungen durchführen konnte. Hinsichtlich des Namens sei bemerkt, dass ich der Verständlichkeit halber den alt eingebürgerten Gattungsnamen *Cestracion* Cuvier verwende, während dem Gattungsnamen *Heterodontus* Blainville die Priorität gehören dürfte. S. Garman (1913) zieht die von Grey 1831 verwendete Gattungsbezeichnung *Centracion* vor.

Von Beschreibungen und Abbildungen des *Cestracion*-Gebisses seien aus der älteren Literatur genannt diejenige bei R. Owen (1840-1843, Plate 10, 11, 12 und 13) und bei L. Agassiz (1833-1843, Vol. III, Tab. D); ferner E. Marquard (1946, Abb. 5). E. Marquard hat an Hand von Dünnschliffen durch ganze Vertikalreihen von Zähnen den Bildungsprozess der Zähne verfolgt, während B. Peyer in einer Arbeit, die sich zur Zeit erst im Druck befindet und die in Band 64 der Schweizerischen Palaeontologischen Abhandlungen erscheinen wird, im Zusammenhang mit der Bearbeitung des Gebisses des fossilen Haifisches *Asteracanthus-Strophodus* dem *Cestracion*-Gebiss eine eingehende Studie gewidmet hat.

Die oben erwähnte durophage Spezialisierung des Gebisses von *Cestracion* hat zu einer beträchtlichen Vergrösserung und Abplattung der Zähne einiger weniger vertikaler Reihen geführt, die oben und unten in der hinteren Gebisshälfte gelegen sind. Die Zähne der vorderen Reihen haben die gekrümmt kegelförmige Grundgestalt des Selachierzahnes bewahrt. Die Zähne der wenigen, hinter den vergrösserten Zahnplatten gelegenen Vertikalreihen sind zwar abgeplattet, aber nicht vergrössert. Der von S. Garman (1913, p. 188, Plate 45) geführte Nachweis, dass bei den jüngsten

Exemplaren von *Cestracion francisci* im ganzen Gebiss noch keine abgeplatteten Zähne vorkommen, ist sehr wichtig.



ABB. 8.

Cestracion philippi Schneid. sp. (= *Centracion philippi* Schneid. sp.). Ansicht der Palatoquadratbezahnung. Ca. 1,5 × nat. Gr.

In der Gesamtkonfiguration unterscheidet sich *Cestracion* von der Rochenform des Gebisses dadurch, dass bei den Rochen linke und rechte Kieferhälften einen flachen Bogen bilden, der quer zur

Längsachse des Körpers gestellt ist, während bei *Cestracion* der vom bezahnten Teil der Kieferhälften eingeschlossene Winkel bedeutend weniger als 90° beträgt; nur die nicht bezahnten Gelenkenden der *Cestracion*-Kiefer sind, offenbar im Zusammenhang mit der Konfiguration des Neurocraniums, lateralwärts abgebogen. Diese Differenz der Kieferform ist für den Vergleich mit dem Rajiden-Gebiss nicht von prinzipieller Bedeutung.

Es dürfte mit den funktionellen Erfordernissen zusammen-

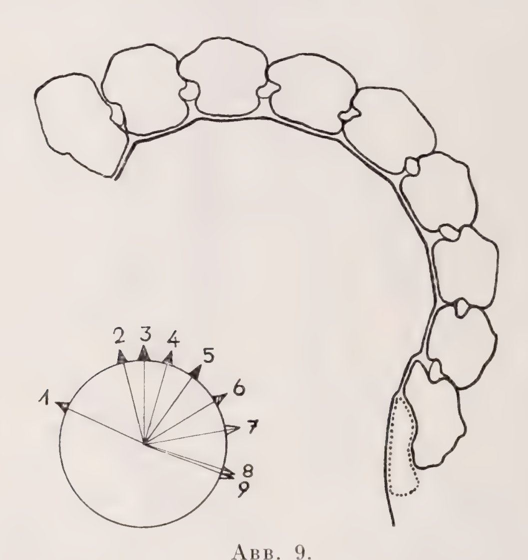


Abb. 9.

Cestracion philippi Schneid. sp. (= *Centracion philippi* Schneid. sp.). Vertikalschliff durch die 10. Zahnreihe des linken Oberkiefers und Kreisschema der Positionsänderungswinkel. Ca. 3,5 × nat. Gr.

hängen, dass die Zähne des *Cestracion*-Gebisses zu einem dicht gefügten Zahnpflaster vereinigt sind, innerhalb dessen sich keine Lücken finden. Prinzipielle Uebereinstimmung mit dem Rajiden-Gebiss zeigt *Cestracion* insofern, als in jeder Vertikalreihe eine grössere Zahl von Zähnen gleichzeitig funktionieren. Wie bei den Rajiden geht dem in Funktion Treten kein abrupter Positionswechsel voraus, sondern die Positionsänderungen, die mit der sich in linguo-labialer Richtung vollziehenden Wanderung des Zahnes über die Innenfläche der Kiefer verbunden sind, vollziehen sich allmählich und sie dauern an, nachdem der Zahn in Funktion getreten ist. Die Zähne benachbarter Vertikalreihen sind alternierend

gestellt. Diese Anordnung ist namentlich im vorderen und im hinteren Gebissabschnitt besonders deutlich zu sehen, während im Gebiete der vergrösserten Zahnplatten im Zusammenhang mit der Grössenzunahme der einzelnen Elemente die ursprünglichen gegenseitigen Lagebeziehungen etwelche Veränderung erfahren haben, aber immer noch erkennbar bleiben. Auf die fossilen Verwandten von *Cestracion*, bei denen die durophage Spezialisation des Gebisses stärker ausgeprägt ist, wie z. B. bei *Asteracanthus-Strophodus*, soll hier nicht eingetreten werden.

d) *Myliobatiden.*

Das hochgradig durophag spezialisierte Gebiss der Myliobatiden ist schon öfters beschrieben und abgebildet worden. An Darstellungen aus älterer Zeit seien diejenigen bei L. Agassiz (1833-1843, Vol. III, Tab. D) und bei R. Owen (1840-1845, Plate 25, 26 und 27) genannt, aus neuerer Zeit die Zusammenfassungen bei E. S. Goodrich (1909, p. 166/7) und bei M. Rauther (1940, Fig. 228, 229 und 230, p. 291/2), sowie namentlich die Tafelfiguren bei S. Garman (1913, Plate 39, 48, 49 und 73). Ein Vergleich mit *Rhinoptera*, sowie die bei S. Garman (*loc. cit.*, Plate 49) dargestellte Ontogenese des Gebisses von *Myliobatis* zeigen, dass die Vergrösserung der Zahnplatten, welche der symphysealen Reihe entsprechen und welche zu ausgedehnten quergestellten Balken geworden sind, nicht durch Fusion, sondern durch Ausdehnung der einzelnen Elemente erreicht worden ist. Während bei adulten *Aëtobatis* nurmehr die symphyseale Reihe von Zahnplatten vorhanden ist, finden sich bei *Myliobatis* seitliche Reihen von viel kleineren Zähnen, die mit den grossen balkenförmigen Zahnplatten alternieren. Ihre Ausbildung ist an dem mir vorliegenden grossen Exemplare, das für Abb.13 und Abb.14 als Vorlage diente, links und rechts verschieden. In der Unterkieferzahnplatte finden sich links zwei solcher Reihen, rechts dagegen deren drei, während oben gerade das umgekehrte Verhalten vorliegt. Ein kleines Exemplar aus dem Genfer Museums (bez. 658/84) zeigt unten links und rechts drei Reihen kleinerer Zahnplatten, oben links deren zwei, rechts dagegen drei. An dem kleinen Exemplare, das auf Abb. 10 im Medianschnitt wiedergegeben ist, sind oben und unten, links und rechts je drei Reihen kleiner seitlicher Zahnplatten vorhanden.

Die obere und die untere Gebissplatte unterscheiden sich hauptsächlich durch die Art der Krümmung. Wie aus Abb. 14



Abb. 10.
Myliobatis aquila L. sp., jüngeres Exemplar.
Medianschnitt durch die Zahnplatten und die verkalkten Kieferknorpel.
2,8 × nat. Gr.

ersichtlich ist, stehen nur die vordersten sechs Zahnplatten in voller Funktion und zeigen entsprechende Usur. Die jüngeren Ersatzzähne in der dorsalwärts gekrümmten Partie der Gebissplatte zeigen eine glatte Oberfläche; sie scheinen an der Arbeit des Gebisses noch

nicht wesentlich beteiligt zu sein. Innerhalb der genannten sechs vorderen Zahnplatten, von denen die vordersten schon sehr stark abgekaut sind (vergl. das Schnittbild Abb. 12) ist die Zahnoberfläche rauh; diese Usurfläche wird nach hinten durch eine caudalwärts konvexe, in flachem Bogen verlaufende Linie begrenzt. Aus dem Schnittbilde Abb. 14 und dem beigefügten Schema geht

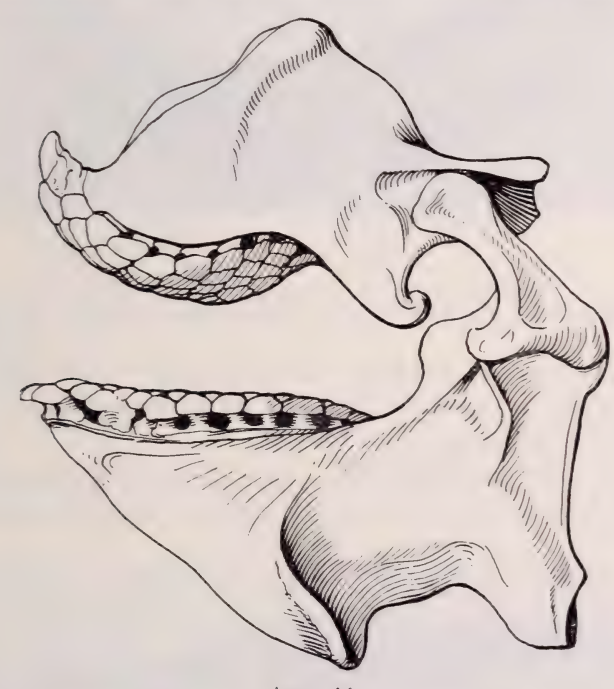


Abb. 11.
Myliobatis aquila L. sp., jüngeres Exemplar.
Seitliche Ansicht der verkalkten Kieferknorpel und der Zahnplatten. Nach einem Trockenpräparat gezeichnet. 2,2 × nat. Gr.

hervor, dass die einzelne Zahnplatte von dem Moment, wo sie nach Anlage der Hartgebilde in die Zusammensetzung der einheitlichen Gebissplatte eingegangen ist, bis zu dem Moment, wo sie, am vorderen Ende der Zahnplatte angelangt, ausfällt, eine Stellungsänderung von insgesamt etwas über 90° erfährt. Diese Stellungsänderung setzt sich aus vielen kleinen einzelnen Positionswechseln zusammen, die im Schema angedeutet sind. Die untere Gebissplatte (vergl. Abb. 13) ist nur ganz unmerklich gekrümmt; demgemäss sind auch die Stellungsänderungen, die der Zahn während seiner

Lebensdauer von der Anlage des Zahnscherbchens bis zum Ausfall erfährt, sehr unbedeutend. Wie in der oberen Gebissplatte, so sind



Abb. 12.
Myliobatis aquila L. sp., grosses Exemplar.
Medianschnitt durch die oberen Zahnplatten. Ca. 1,4 × nat. Gr.

auch unten nur die vorderen Zähne von der Usur erfasst. Die Usurfläche ist in sagittaler Hinsicht etwas ausgedehnter; sie umfasst etwa 9-10 Platten.

Abb.10 zeigt die eine Hälfte eines kleineren Exemplares von *Myliobatis aquila*, eines trocken konservierten Gebisspräparates, das



Abb. 13.
Myliobatis aquila L. sp., grosses Exemplar.
Medianschnitt durch die unteren Zahnplatten. Ca. 1,1 × nat. Gr.

durch einen mediansagittalen Schnitt in zwei Hälften zerlegt wurde. Die Verhältnisse sind im grossen ganzen die gleichen, wie bei dem älteren Exemplar; nur die Krümmung der beiden Gebissplatten ist leicht verschieden. Aus der photographischen Abbildung ist auch zu erkennen, wie die Trabekel des Dentines in den jüngeren Ersatz-

zähnen noch durch beträchtliche Lücken getrennt sind und wie die vorderen, schon in Funktion stehenden und schon weitgehend abgekauten Zähne einen viel kompakteren Bau aufweisen.

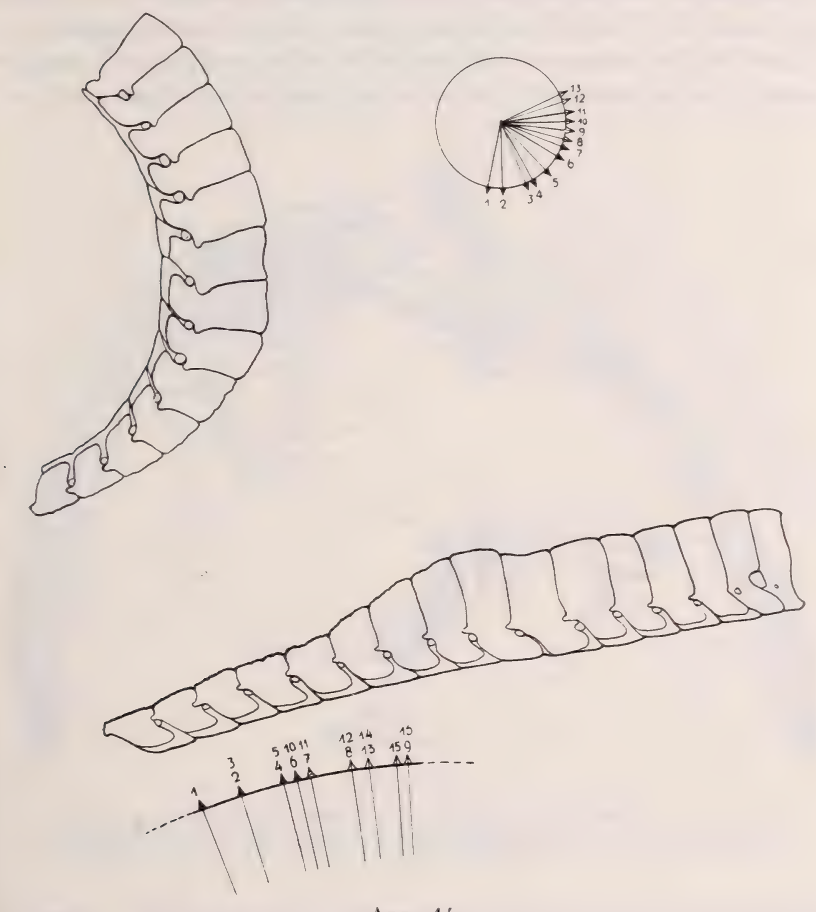


Abb. 14.

Myliobatis aquila L. sp., grosses Exemplar.
Obere und untere Zahnplatten im Medianschnitt, sowie Kreisschemata der Positionsänderungswinkel. Nat. Gr.

Die Abb. 11 und 15 geben das *Myliobatis*-Gebiss eines jüngeren und eines sehr grossen Exemplares in seitlicher Ansicht wieder, um die massige Form zu zeigen, welche die Kieferknorpel im Zusammenhang mit der durophagen Spezialisierung des Gebisses angenommen haben. Die Bewegung der Kiefer gegeneinander erfor-

derte offenbar eine bedeutende Entfaltung der Trigeminus-Muskulatur. Etwas vor der Mitte der Kieferlänge findet sich nun an der Aussenfläche des Palatoquadratums wie auch des Meckel'schen Knorpels je ein vorspringender Fortsatz, der zweifellos im Zusammenhang mit Muskelinsertionen stehen dürfte. Der Fortsatz am Unterkiefer ist bedeutend stärker; er ist schon am jungen Exemplar deutlich entwickelt; der Fortsatz des Palatoquadratums dagegen

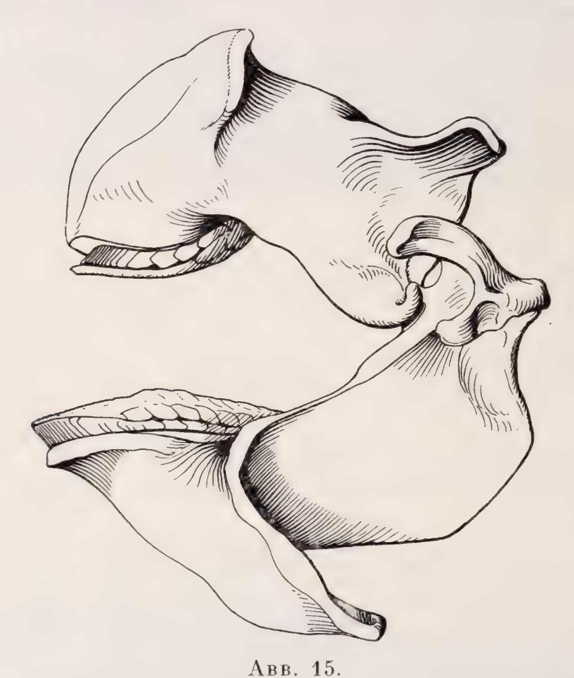


Abb. 15.
Myliobatis aquila L. sp., grosses Exemplar.
Seitliche Ansicht der erkalkten Kieferknorpel, sowie der Zahnplatten.
Ca. 0,6 × nat. Gr.

ist am jungen Exemplare eben erst angedeutet. Dieses Beispiel zeigt, wie bedeutend die Umwandlungen sind, welche die Gestalt der Kieferbogen im Zusammenhang mit der Gebissentwicklung erfährt.

e) Scylliiden.

Als Vertreter der Familie der *Scyllia* im Sinne von J. Müller und J. Henle, bzw. der enger umgrenzten Familie der *Catulidæ* im Sinne von S. Garman (1913) diente ein Exemplar von *Scyllium*

catulus Cuv. Laut S. Garman hat diese Form jetzt *Catulus stellaris* (L.) zu heissen. Die bezahnten Kieferknorpel wurden aus einem in Formol konservierten Kopfe herauspräpariert und getrocknet, wobei sich beim Austrocknen die üblichen beträchtlichen Deformierungen einstellten. Die Zeichnungen Abb. 16 und 17 sind nach vergrössert aufgenommenen Photographien angefertigt.

Obere und untere Gebisspartie zeigen ungefähr gleiche Zahn-

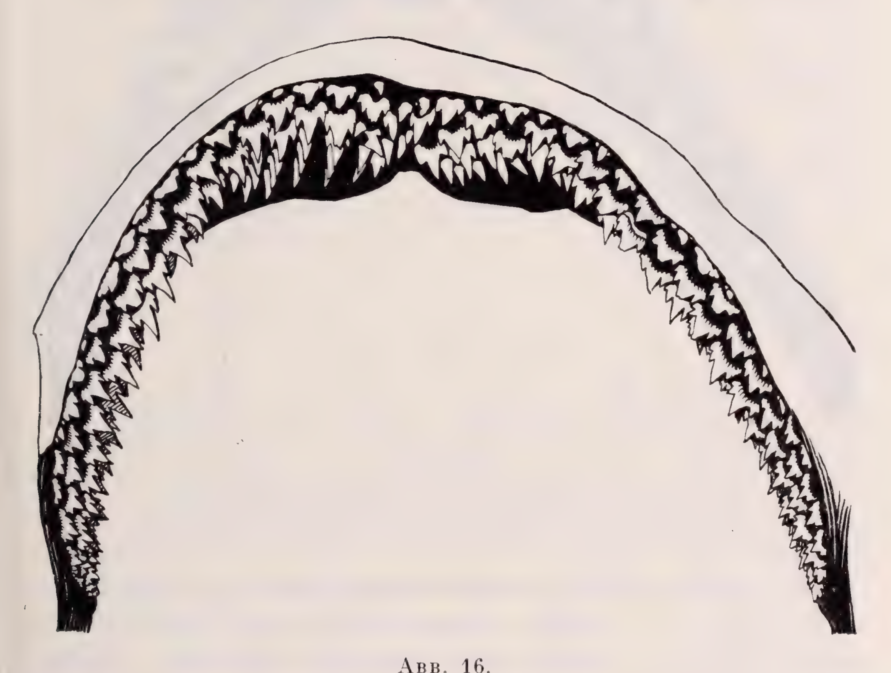


Abb. 16.
Scyllium catulus Cuv. (= *Catulus stellaris* L. sp.).
Ansicht der Bezahnung der Palatoquadrata. Ca. 2,8 × nat. Gr.

formen und gleichartige Stellungsverhältnisse; ein Unterschied besteht insofern, als im Oberkiefer wahrscheinlich keine einheitliche symphyseale Zahnreihe ausgebildet ist, sondern jederseits der Medianlinie eine Reihe von kleinen Zähnen, während im Unterkiefer im Symphysengebiet eine symphyseale Reihe und links und rechts davon je eine Reihe von sehr kleinen dreispitzigen Zähnen vorhanden ist. Darauf folgen oben wie unten die grössten Zähne des Gebisses, die namentlich durch ein stärkeres Hervortreten der hohen Mittelspitze ausgezeichnet sind. In den folgenden Zahnreihen

erfolgt bis zum Mundwinkel eine allmähliche Grössen- und namentlich Höhenabnahme der Zähne. In ihrer Gesamtform erinnern die



Abb. 17.
Scyllium catulus Cuv. (= *Catulus stellaris* L. sp.).
Ansicht der Unterkieferbezahnung. Ca. 2,8 × nat. Gr.

Zähne etwas an die mesozoischen Hybodontier, von denen sie sich laut L. Agassiz (1833-1843, Tab. M und N) durch einen geringeren Anteil des Trabeculardentines unterscheiden. Immerhin ist das nur ein quantitativer Unterschied, der mit der geringen Grösse der *Scyllium*-Zähne zusammenhängen könnte. Die Zähne stehen im ganzen bezahnten Areale dicht gedrängt. Alternierende Stellung von Zähnen benachbarter Querreihen ist nicht selten festzustellen. Auch innerhalb der Querreihen stehen die Zähne ziemlich dicht aufeinander. Damit dürfte es zusammenhängen, dass oft an der Basis der labialen Fläche eines Zahnes eine Einbuchtung vorhanden ist, welcher eine Vorwölbung an

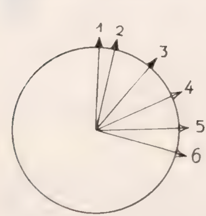


Abb. 18.
Scyllium catulus Cuv. (= *Catulus stellaris* L. sp.).
Kreisschema der Positionsänderungswinkel für die 4. Querreihe von Zähnen im linken Unterkiefer.

der lingualen Fläche des labialen Nachbarzahnes der gleichen Querreihe entspricht.

In jeder Querreihe stehen eine ganze Anzahl von Zähnen gleichzeitig in Funktion. Dementsprechend sind die Positionsänderungswinkel II-I, III-II, IV-III usw (siehe Abb. 18) klein und unter sich von ungefähr gleicher Grösse, ähnlich wie bei *Raja* und bei *Mustelus*. Hinsichtlich des Gebisses ist *Scyllium* somit als wenig spezialisiert zu bezeichnen. Die Hauptaufgabe der Zähne dürfte in der Aufgabe des Festhaltens der Beute bestehen; dementsprechend haben sie, namentlich im vorderen Gebissabschnitt, die Form von gebogenen, nach hinten gekrümmten Widerhaken. Der Grössenunterschied zwischen den für die Aufgabe des Festhaltens besonders günstig postierten vorderen und den seitlichen Zähnen ist unbeträchtlich. Erst gegen den Kieferwinkel hin finden sich sehr kleine Zähne, die besonders *Hybodus*-ähnlich sind.

f) Lamniden.

Abbildungen des Gebisses verschiedener *Lamna*-Arten finden sich in den grossen älteren Werken, z. B. bei L. Agassiz (1833-1843, Tab. G), sowie bei J. Müller und J. Henle (1841). In den beiden genannten Werken ist jeweils nur die labialste Reihe berücksichtigt, während R. Owen (1840-1845) auch ein, allerdings nicht ins Einzelne gehendes Querschnittsbild gibt. S. Garman 1913, Plate 6) bildet von *Lamna cornubica* (Gmel.) = *Isurus nasus* Bonnat. nur einzelne Zähne ab. Bei E. Marquard (1946) ist eine Querreihe von Zähnen, die zur Demonstration des Zahnbaues angeschliffen sind, in photographischer Abbildung wiedergegeben. Nach dem gleichen Präparat ist unsere schematische Zeichnung Abb. 21 ausgeführt worden. Als weiteres Beispiel eines Lamnidengebisses möge hier dasjenige von *Carcharodon rondeletii* Müller und Henle (= *Caracharodon carcharias* (Aldrov.)) kurz erwähnt werden; siehe Abb. 22. Eine der wenigen Abbildungen aus älterer Zeit, die sich nicht mit der Wiedergabe der Formverhältnisse der labialsten Reihe von Zähnen begnügte, sondern auch die Stellung der Ersatzzähne im Ober- und im Unterkiefer zeigt, ist die prachtvolle Tabula I *(Lamiae piscis caput)* in der Arbeit von Nicolaus Steno (1667) « *Canis carchariae dissectum caput* ».

Der Gesamtcharakter des Gebisses von *Lamna* geht aus den beiden Uebersichtsbildern Abb. 19 und Abb. 20 hervor. Es unterscheidet sich von Rajidenverhältnissen dadurch, dass die Zähne der vorderen Gebisspartie im Ober-, wie im Unterkiefer zu mächtigen Fangzähnen geworden sind. Der obere Gebissteil zeigt in der



Abb. 19.
Lamna (= *Isurus*) spec.
Ansicht der Bezahnung der Palatoquadrata. 0,5 × nat. Gr.

Regel die Eigentümlichkeit, dass die Grössenabnahme nach hinten nicht gleichmässig erfolgt, sondern dass die Zähne der vierten Querreihen ausserordentlich klein sind. Im Unterkiefer ist die Grössenabnahme gleichmässig.

Im vorderen Gebissteil sind die Zähne der einzelnen Querreihen deutlich von einander distanziert, während sich in der hintersten Gebisspartie nahe dem Kieferwinkel nahezu rajidenartige Ver-

hältnisse vorfinden in dem Sinne, dass die Zähne einer Querreihe in die von den Zähnen der mesialen und der distalen Nachbarreihe gebildeten Lücken etwas eingreifen. Die erwähnte Distanzierung der Reihen im vorderen Gebissabschnitt bringt es mit sich, dass der einzelne Zahn bei der Positionsänderung, die mit dem Zahn-

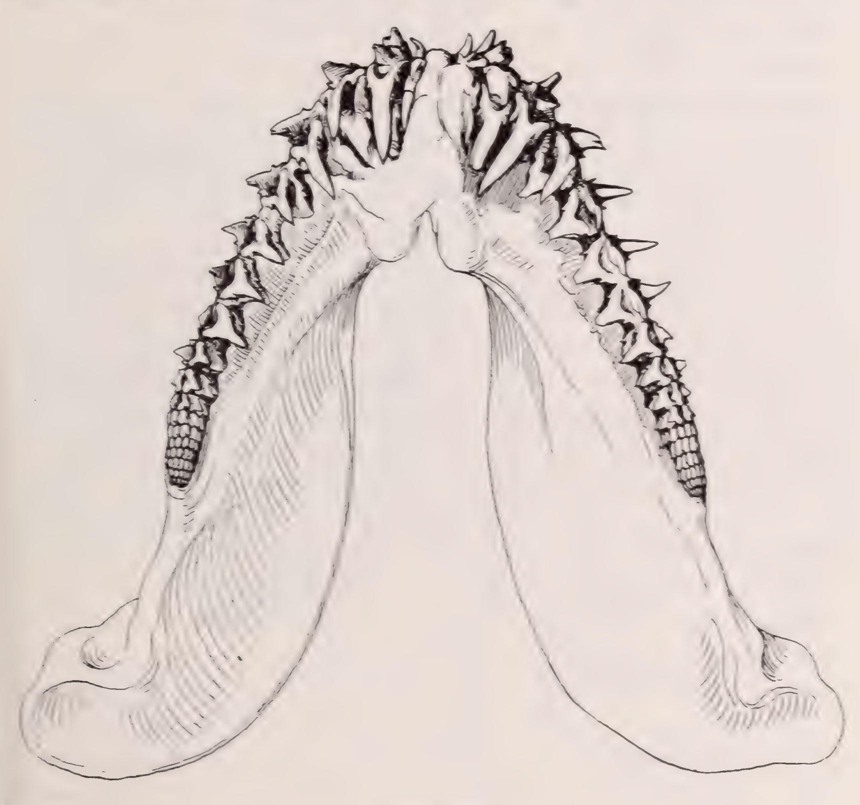


Abb. 20.
Lamna (= *Isurus*) spec.
Ansicht der Unterkieferbezahnung. 0,5 × nat. Gr.

wechsel verbunden ist, in keiner Weise von den Zähnen der benachbarten Querreihe behindert wird. Dass trotzdem nur selten Zähne in allen möglichen intermediären Positionen gefunden werden, sondern dass funktionierende Zähne und Ersatzzähne meist eine ganz bestimmte Stellung einnehmen, dürfte mit den Anforderungen zusammenhängen, die dauernd an die Leistungsfähigkeit des Gebisses gestellt werden.

In der Regel ist in einer Querreihe nicht nur der labialste Zahn in voller Funktion, sondern auch der lingual folgende nächste Zahn der Familie. Im Zusammenhang damit ist der Positionsänderungs-

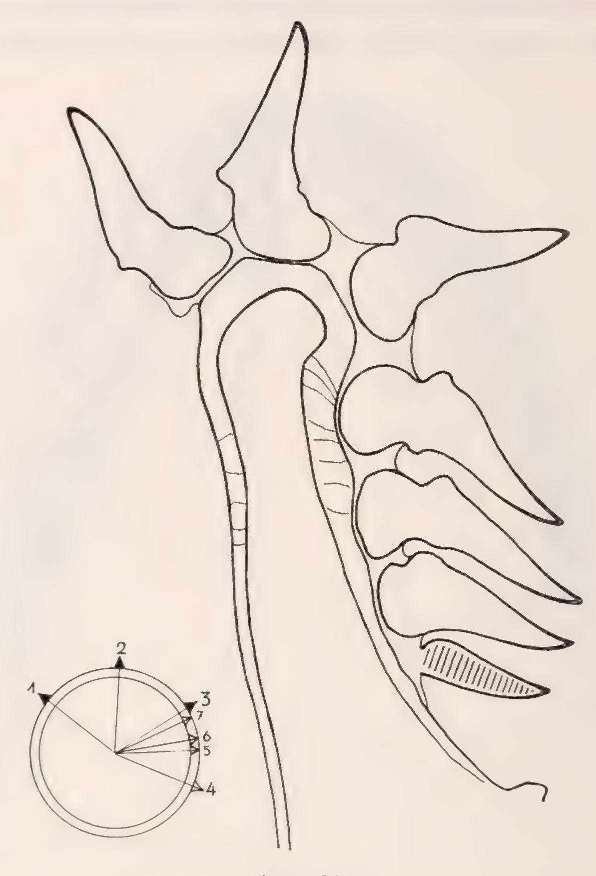


Abb. 21.

Lamna cornubica Gmel. sp. (= *Isurus nasus* Bonnat. sp.).
Vertikalschliff durch die 4. Querreihe von Zähnen des rechten Palatoquadratum. Zeichnung nach dem bei E. Marquard (1946, Abb. 14, p. 114) photographisch wiedergegebenen Präparat, dazu Kreisschema der Positionsänderungswinkel. Ca. 3,3 × nat. Gr.

winkel I-II nicht sehr gross; er beträgt in dem gewählten Beispiel (siehe Abb.21) ca 55°. Die folgenden Ersatzzähne sind in der Regel noch von der Schleimhaut bedeckt.

Die Zahnbasis der grossen Fangzähne ist in labio-lingualer Richtung sehr ausgedehnt. Dass trotzdem auf engem Raume zahl-

reiche Zähne einer Querreihe untergebracht werden können, wird durch die spezielle Konfiguration der Zahnbasen ermöglicht. Die labiale Fläche weist nämlich in der Regel eine Einbuchtung auf, in welche sich die vorgewölbte linguale Fläche des labialen Nachbars einfügt. Der Stellungswechsel beim Zahnnachschub besteht in einer Drehbewegung, die mit einer Dislokation in labialer Richtung kombiniert ist. Besondere Manöver, wie sie Haie mit sehr hoher Zahnbasis ausführen müssen (vergl. p. 345/346), um ihre definitive Stellung zu beziehen, sind im Lamnidengebiss trotz der bedeutenden Dimensionen der Zahnbasis nicht erforderlich.

Carcharodon rondeletii Müller und Henle (C. *carcharias* Aldrovandi)) weist auch hinsichtlich des Zahnwechsels durchaus lamnide Verhältnisse auf. Er unterscheidet sich insofern etwas, als im Oberkiefer in der Regel in jeder Querreihe nur ein Zahn in voller Funktion steht, nicht deren zwei, wie meist bei *Lamna*. Im Unterkiefer scheinen in den vorderen Reihen öfters je zwei Zähne zu funktionieren. Die grössten Zähne finden sich im vorderen Gebiete des Oberkiefers. Die Grössenabnahme ist auch hier, wie bei *Lamna*, keine gleichmässige. Nur sind es hier nicht die Zähne der vierten, sondern diejenigen der dritten Reihe, die bedeutend kleiner als ihre mesialen und distalen Nachbarn sind.

Auch bei *Carcharodon* weisen die Zähne der hintersten Querreihen nahe dem Kieferwinkel die für *Lamna* geschilderten Anklänge an Rajiden-Verhältnisse auf (vergl. p. 333), jedoch in geringerem Grade als bei *Lamna*. Die betreffende Gebisspartie umfasst nur zwei bis drei Reihen, während es sich bei *Lamna* um etwa 8 Querreihen handelt.

Abgesehen von den hintersten Reihen ist die Distanzierung der Querreihen von einander überaus deutlich ausgesprochen. Der Positionsänderungswinkel II-I ist in demjenigen Falle, wo zwei Zähne gleichzeitig funktionieren, etwa gleich gross wie bei *Lamna*, dagegen erreicht er, wenn nur ein Zahn in der Querreihe funktioniert, grössere Werte. An einem sehr grossen Gebiss von *Carcharodon rondeletii* aus dem Naturhistorischen Museum Bern beträgt der Positionsänderungswinkel II-I in der 1. Reihe links oben ca. 160°. Obwohl auch bei *Carcharodon* die linguale Zahnfläche vorgewölbt, die labiale Fläche dagegen flach ist, sind die Zähne einer Querreihe nicht so dicht gepackt, wie bei *Lamna*. Der Kiefer bietet mehr Raum und die Zahnbasen reiten deshalb nicht in der

für *Lamna* geschilderten Weise aufeinander. Dementsprechend ist auch keine so ausgesprochene labiale Einbuchtung vorhanden. Bei *Carcharodon* finden sich im Gegensatz zu *Lamna* namentlich im oberen Gebissteil Ersatzzähne in allen möglichen Positionen: siehe Abb. 22. Dies dürfte einerseits mit der Grösse des Positionsänderungswinkels II-I zusammenhängen, anderseits mit der

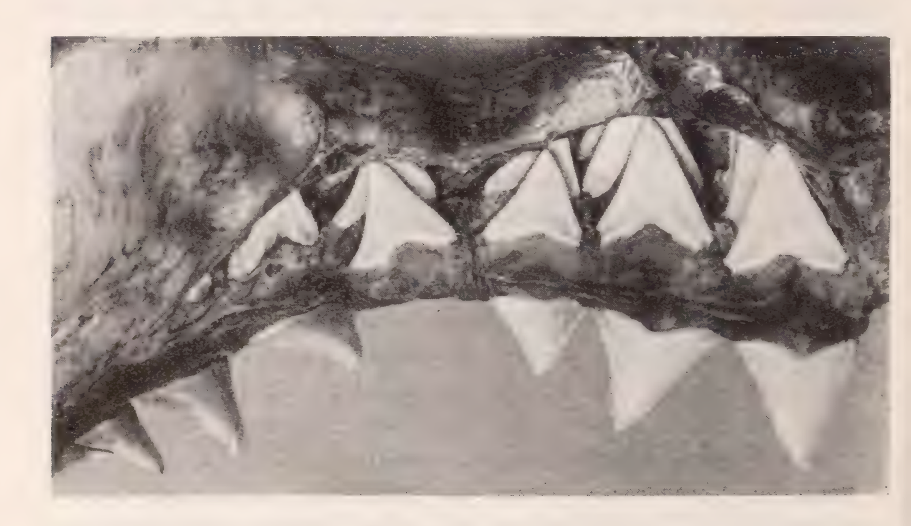


Abb. 22.

Carcharodon rondeletii M. u. H. (= *Carcharodon carcharias* L. sp.).

Innenansicht der Zähne des linken Palatoquadratums. Die Einkerbung am rechten Bildrand entspricht der Symphyse. In der 4. Querreihe von Zähnen ist der funktionierende Zahn vor kurzem ausgefallen: der nachrückende Ersatzzahn befindet sich im Anfangsstadium der Aufrichtung. Die Aufrichtung des Zahnes der 5. Reihe ist noch nicht ganz beendet.
Ca. 0.4 × nat. Gr.

grösseren Distanz, die vom einzelnen Zahn beim Bezug seiner definitiven Stellung in linguo-labialer Richtung zurückgelegt werden muss, und schliesslich mit den überaus beträchtlichen Dimensionen der Zähne alter Exemplare. Es dürfte mit den genannten Umständen zusammenhängen, dass die Positionsänderung II-I geraume Zeit erfordert und dass deswegen Zähne in allen möglichen intermediären Positionen nicht selten angetroffen werden.

g) CARCHARIIDEN.

Einleitend sei erwähnt, dass unter der hier beibehaltenen Bezeichung *Carchariidae* die Gruppe von Haien verstanden wird, die A. GÜNTHER (1886) zu einer Familie dieses Namens zusammenstellte und die ungefähr den *Carchariae* bei J. MÜLLER und J. HENLE (1841) entspricht, also der Formenkreis um *Carcharias lamia* Risso

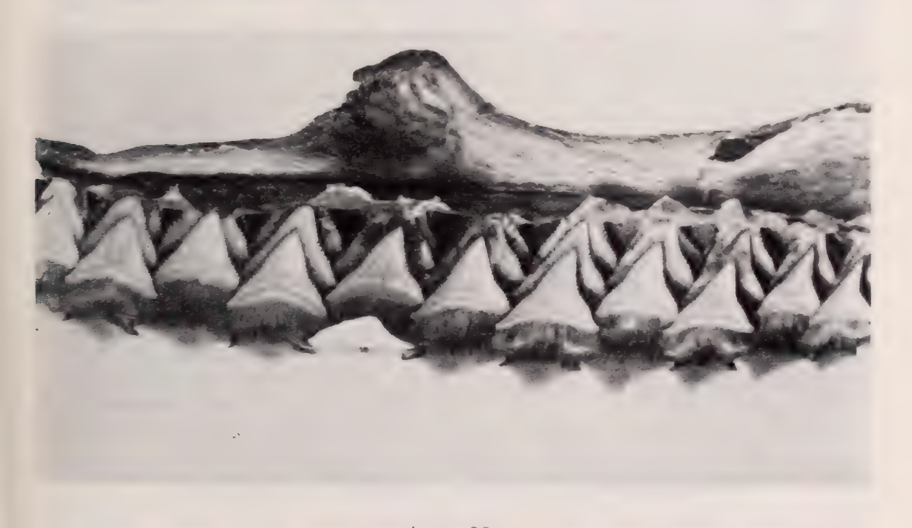


ABB. 23.

Carcharias spec.

Innenansicht der Zähne des rechten Palatoquadratums, senkrecht auf die Reihe der funktionierenden Zähne, die deshalb nicht scharf getroffen sind. Der labialste Zahn der 6. Querreihe, im Bilde der 5. Zahn von links, ist in Aufrichtung begriffen; alle übrigen Ersatzzähne noch niederliegend. Ca. 0.9 × nat. Gr.

(welche Form jetzt laut S. GARMAN, 1913, *Carcharinus commersonii* Blainv. heissen muss) und um *Carcharias glaucus* (L.), jetzt laut S. GARMAN *(loc. cit.) Galeus glaucus* Rondelet, und um *Galeocerdo*. Diese *Carchariiden* im engeren Sinne werden bei S. GARMAN (1913) zur Familie der *Carachariinae* zusammengestellt. Die Gattung *Zygaena*, die laut S. GARMAN *(loc. cit.) Cestracion* heissen sollte, repräsentiert bei GARMAN die besondere Familie der *Cestraciontidae*. Für die vorliegende Untersuchung sind die Differenzen der systematischen Abgrenzung nicht von Belang; es soll hier lediglich versucht werden, den Gebisscharakter der Gattung *Carcharias* im alten Sinne

und der ihr nahe stehenden Formen hinsichtlich des Zahnwechsels zu charakterisieren.

Wenn auch die Berichte über die Gefährlichkeit des Blauhaies *Carcharias glaucus (Galeus glaucus)* für den Menschen zum Teil übertrieben sein dürften, so besteht doch kein Zweifel über die gewaltige Leistungsfähigkeit dieses schnellen Räubers der Meere. Seine Mundbewaffnung besteht im Ober- wie im Unterkiefer aus messerscharfen Dolchen; oben wie unten steht nur eine Längsreihe von Zähnen in Funktion; die Ersatzzähne, von denen in jeder Quer-

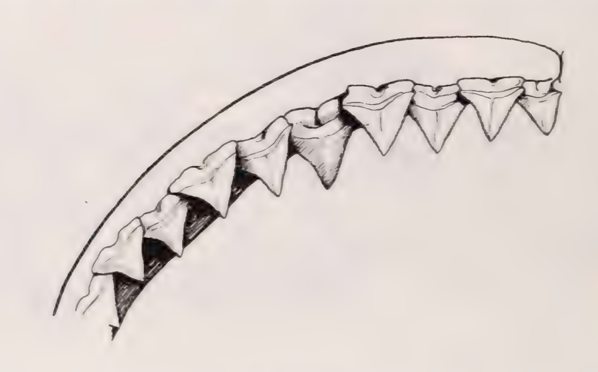


Abb. 24.

Carcharias spec., gleiches Exemplar wie Abb. 23.

Ansicht der Zähne des rechten Palatoquadratums von aussen, zeigt die Kulissenstellung der Zähne und das Ueberdeckungsverhältnis, sowie einen der nicht seltenen Fälle, in denen das regelmässige Alternieren von Zähnen von labialer Position mit solchen von lingualer Position nicht innegehalten wird. Der 6. Zahn von rechts (er gehört der 7. Querreihe an; eine Reihe von kleinen Zähnen zur Seite der Symphyse ist von aussen nicht sichtbar) überdeckt den 5. Zahn, wird aber seinerseits vom 7. Zahn überdeckt. Ca. 0.6 × nat. Gr.

reihe ca. 5-6 sichtbar sind, haben alle ihre Spitze nach unten gewendet. Demgemäss ist der Positionsänderungswinkel II-I am grössten; er beträgt ungefähr 100°. Dass er nicht noch höhere Werte aufweist, rührt davon her, dass die funktionierenden Zähne nicht steil aufgerichtet, sondern etwas mundeinwärts gekehrt sind.

Die oberen Zähne von *Carcharias* zeigen mit ihrer breiten Dreieckform und der Zähnelung der schneidenden Kanten eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Lamniden *Carcharodon*. Die beträchtlichen Unterschiede liegen nicht nur im Zahnbau, sondern auch in der Zahnstellung. Während bei *Carcharodon* die einzelnen

Querreihen deutlich von einander distanziert sind, zeigen die Zähne von *Carcharias* eine ausgesprochene Kulissenstellung. Dies tritt besonders deutlich zu Tage, wenn man Trockenpräparate von

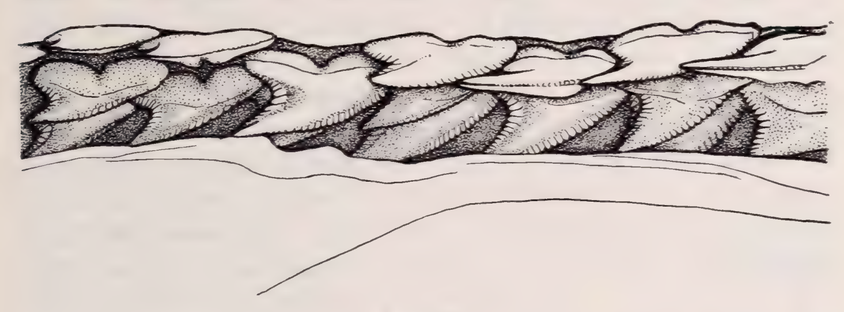


Abb. 25.

Carcharias glaucus Cuv. (= *Galeus glaucus* Rondelet).

Ansicht der Zähne des rechten Palatoquadratums von unten und etwas schräg von aussen. Von der Längsreihe der funktionierenden Zähne ist die labiale Kronenfläche in starker Verkürzung sichtbar; Ersatzzähne noch niederliegend. Abgebildet sind die Zähne der 5. bis und mit 11. Querreihe. Der labialste Zahn der 9. Reihe (im Bilde der 3. Zahn von links) ist in Aufrichtung begriffen. Dieser Zahn wird aussen vom Zahn der 10. Reihe überdeckt, der seinerseits vom Zahn der 11. Reihe labial etwas überlagert wird. 2,5 × nat. Gr.

Gebissen von aussen betrachtet. In dieser Ansicht sind nur eine Anzahl von Zähnen, die etwas mehr lateral stehen, in ganzer Ausdehnung sichtbar, während bei den etwas weiter lingualwärts gelegenen in der Ansicht von aussen die mesiale und distale Partie der Basis von den Nachbarn verdeckt werden. Dieses topographische Verhalten geht auf das weit verbreitete Alternieren der Zähne benachbarter Querreihen zurück, das schon bei den Rajiden beobachtet werden konnte (vergl. p. 313 und Abb. 2). Es ist aber nun bemerkenswert, dass dieses Ueberdeckungsverhalten nicht durchwegs befolgt wird. Bezeichnen wir entsprechend der Ansicht der Kiefer von aussen die etwas mehr labial stehenden Zähne mit „vorn," die etwas mehr lingualwärts stehenden Zähne mit „hinten,"



Abb. 26.

Carcharias glaucus Cuv. (= *Galeus glaucus* Rondelet).

Aussenansicht der vordersten Partie der Bezahnung der Palatoquadrata. Der Symphysenzahn ist nicht symmetrisch gebaut, sondern nach rechts (im Bilde nach links) gekrümmt. 1,5 × nat. Gr.

so bildet in der Zahnreihe von der Symphyse bis zum Mundwinkel der Wechsel hinten, vorn, hinten, vorn, bei dem die Ueberdeckung des hinteren Zahnes an der mesialen und an der distalen Seite der Basis erfolgt, die Regel; es kommen aber gelegentlich Ueberdeckungsverhältnisse wie z.B. vorn hinten, hinten, hinten, vorn, vorn, hinten, vor, bei denen dann nur die eine Seite der Basis überdeckt wird; vergl. Abb.24 und 25. Auch dieses Verhalten geht natürlich auf das Alternieren der Zähne benachbarter Querreihen zurück; es resultiert daraus, dass die Zähne, die bei gleichmässigem Ablauf des Zahnwechsels in allen Reihen schon ausgefallen sein sollten, noch stehen geblieben sind und mit den übrigen Zähnen der Längsreihe eine funktionelle Einheit bilden. Derartige Ausnahmen vom regelmässigen Alternieren lassen sich sozusagen stets beobachten.

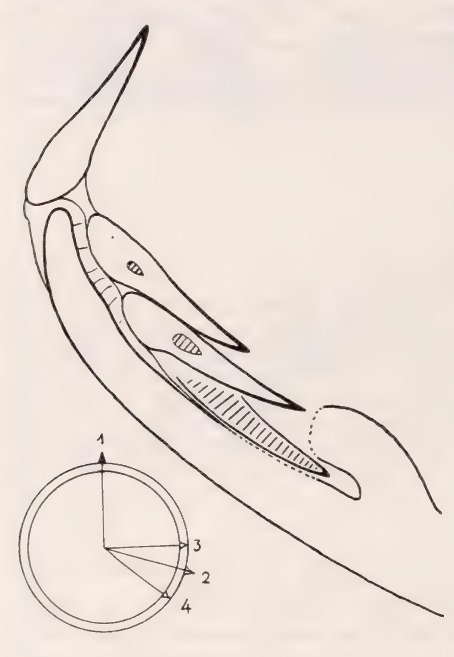


Abb. 27.
Carcharias spec.
Vertikalschnitt durch die Zähne der 11. Querreihe des rechten Palatoquadratums, sowie Kreisschema der Positionsänderungswinkel. Ca. 2,5 × nat. Gr.

Das Bild, das ein *Carcharias*-Gebiss in der Betrachtung von aussen bietet, ist notwendigerweise zeitbedingt; je nach dem jeweiligen Stande des Zahnwechsels wird sich z. B. ein funktionierender Zahn einer und derselben Querreihe bald in labialer, bald in lingualer Position befinden. Aus den geringen, meist überhaupt nicht feststellbaren Grössendifferenzen der 5—6 gleichzeitig in einer Querreihe vorhandenen Zähne lässt sich annehmen, dass die Zahl der Zahngenerationen vom Jungfisch bis zum alten Riesen überaus gross sein muss. Es ist deshalb völlig ausgeschlossen, aus den Grössenverhältnissen schliessen zu wollen, es handle sich z. B. um die 26. oder 35. Generation; immerhin wären genauere Fest-

stellungen über Grössenzunahme und Formveränderungen während der Ontogenese erwünscht.

Gelegentlich erhalten sich einzelne Zähne, die gerade in der Aufrichtung begriffen waren, in einer intermediären Position; siehe Abb. 23 und 25. Ist dies der Fall, so lässt sich feststellen, dass der labiale Nachbar in der gleichen Querreihe frisch ausgefallen ist; dies lässt sich daran erkennen, dass auf dem Kieferknorpel noch eine scharf umrissene Narbe sich findet. Falls der labiale Nachbar noch vorhanden ist, so kündigt sich der bevorstehende Ausfall dadurch an, dass sein Sockel sich scharf abhebt und nicht mehr, wie die Nachbarn, von Bindegewebe umhüllt ist. Resorptionserscheinungen im Sockel liessen sich makroskopisch oder mit Lupenvergrösserung nicht erkennen.

Die Bewegung, die der Ersatzzahn ausführen muss, um in seine definitive Position zu gelangen, ist hauptsächlich eine Drehbewegung, verbunden mit einer geradlinigen Verschiebung in labialer Richtung. Da der Sockel keine grosse Höhe besitzt, so sind nicht so komplizierte Bewegungen notwendig, wie bei Formen mit hohem Sockel (vergl. p. 345/346 und p. 350).

Zum Schluss seien noch einige Bemerkungen angefügt, die sich nicht speziell auf den Zahnwechsel, sondern auf das Gebiss von *Carcharias* im allgemeinen beziehen. Wie schon eingangs erwähnt, ist die obere Kronenpartie bei den Zähnen des Oberkiefers von breit dreieckiger Form; die Oberkieferzähne übertreffen diejenigen des Unterkiefers an Grösse. Man gewinnt den Eindruck, dass der Schneideapparat bei *Carcharias* hauptsächlich im Oberkiefer ausgebildet ist, im Gegensatz zu dem später zu beschreibenden Gebiss von *Scymnus lichia* (siehe p. 346), bei dem das Schneidemesser im Unterkiefer entwickelt ist. Dementsprechend ist auch die Konfiguration des Unterkieferknorpels bei *Scymnus* eine wesentlich andere.

Die Zähne im unmittelbaren Symphysengebiete sind klein. Im Hinblick auf die Beurteilung von Einzelfunden von fossilen Zähnen sei hier nebenbei erwähnt, dass gelegentlich im Oberkiefer von *Carcharias* ein Zahn von genau symphysealer Stellung, die auch durch die ungerade Gesamtzahl der funktionierenden Zähne des Oberkiefers bestätigt wird, nicht symmetrisch gebaut, sondern nach der einen Seite gekrümmt sein kann (siehe Abb. 26).

Die grössten Zähne des Gebisses finden sich oben wie unten in geringer Entfernung von der Symphyse. Etwa von der 6. Reihe

an findet nach hinten eine Grössenabnahme statt. Die Zähne nahe dem Mundwinkel sind klein und niedrig. In dieser Beziehung liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei den Lamniden. Die geschilderte Kulissenstellung der Zähne mag, namentlich im Oberkiefer, in funktioneller Hinsicht den Vorteil bieten, dass so die ganze Reihe

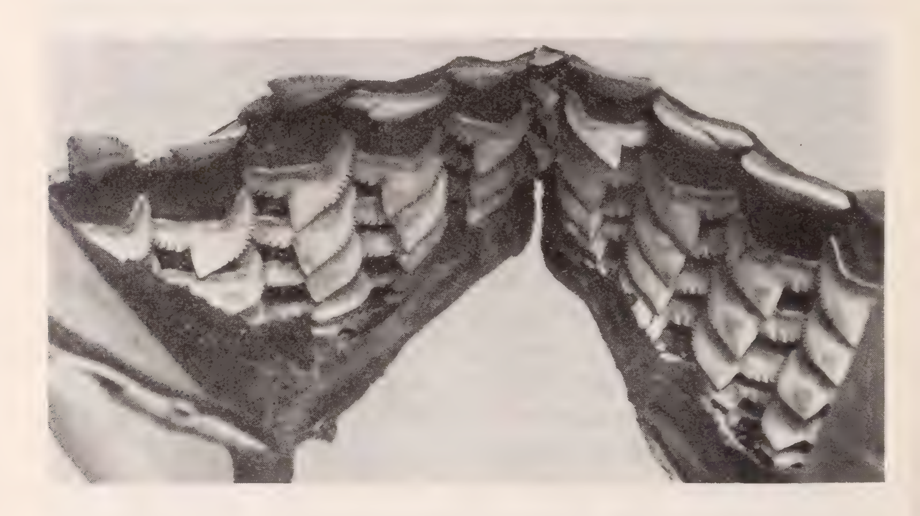


Abb. 28.

Galeocerdo arcticus M. u. H.

Innenansicht der vorderen Zähne des Unterkiefers. Links der labialste Zahn der 2. und der 4. Querreihe noch nicht völlig aufgerichtet. (Bei dieser Zählung wird die unpaare symphyseale Zahnreihe wie üblich als nullte Reihe gerechnet.) 0,6 × nat. Gr.

der funktionierenden Zähne als eine einheitliche gezackte Schneide wirkt.

Galeocerdo (siehe Abb.28) weist hinsichtlich des Zahnwechsels ähnliche Verhältnisse wie *Carcharias* auf.

h) Notidaniden.

So ursprünglich sich die Notidaniden hinsichtlich der Zahl der Kiemenspalten verhalten, von denen *Heptanchus* 7, *Hexanchus* 6 aufweist, so haben sie hinsichtlich der Ausgestaltung des Gebisses eine beträchtliche Spezialisierung erfahren, die sich schon allein durch die grossen Formunterschiede zwischen den Zähnen der

oberen und der unteren Gebisspartie manifestiert. Im Zusammenhang mit diesen Formunterschieden finden sich auch beträchtliche Unterschiede in der Art des Zahnwechsels; siehe Abb. 29, 30 und 31. Zwischen den beiden Gattungen *Hexanchus* und *Heptanchus* bestehen hinsichtlich des Gebisses nur unbedeutende Unterschiede: der Gesamtcharakter ist der gleiche. *Heptanchus* ist dadurch ausgezeichnet, dass die Zähne der symphysealen Reihe des Unterkiefers eine wohl ausgeprägte mittlere Spitze aufweisen und dass die zweite Zacke der grossen Unterkieferzähne länger ist als die übrigen; die Symphysenzähne des Unterkiefers von *Hexanchus* besitzen nur eine unbedeutende mittlere Spitze; an den grossen Zähnen des Unterkiefers nehmen die Zacken gleichmässig von vorne nach hinten an Grösse ab.

Heptanchus cinereus Müller und Henle hat jetzt laut S. Garman *Heptanchias perlo* Bonnat. zu heissen, während für *Hexanchus griseus* (Bonnat.) bisher kein älterer, die Priorität beanspruchender Name ausgegraben worden ist. Die vorliegende Beschreibung bezieht sich auf *Hexanchus griseus*.

Nach Form und Grösse der Zähne, sowie hinsichtlich der speziellen Art und Weise des Zahnwechsels bestehen im Oberkiefer von *Hexanchus* beträchtliche Unterschiede. Es lassen sich unterscheiden eine mittlere vordere Gruppe von Zähnen, eine weitere Gruppe von seitlichen vorderen Zähnen, daran anschliessend seitliche Zähne und schliesslich hintere Zähne. Eine symphyseale Zahnreihe ist im Oberkiefer nicht ausgebildet. Die mittlere vordere Gruppe umfasst jederseits die Zähne der ersten und der zweiten Querreihe. Es sind kräftige, nach rückwärts gekrümmte Haken ohne Nebenspitzen, von denen zwei bis drei gleichzeitig in Funktion stehen. Die Zähne dieser Gruppe befinden sich auf einer vorspringenden Partie des Kiefers; sie gelangen dadurch zu erhöhter Wirkung. Die Stellungsänderungen beim Zahnersatz sind gleichmässig, d. h. der Positionsänderungswinkel III-II ist ungefähr gleich gross wie der Winkel II-I.

Die folgende Gruppe umfasst 9 Querreihen; die Zähne der dritten und der vierten Reihe gleichen in der Form denjenigen der ersten und der zweiten Reihe; sie besitzen aber distal von der kräftigen gekrümmten Hauptspitze Seitenzacken. Nach hinten zu nimmt die Höhe der Hauptzacken ab; die Nebenzacken der distalen Zahnpartie werden bedeutender. So werden die Zähne



der 8., 9. und der 10. Reihe in ihrer Form den Zähnen des Unterkiefers ähnlich. In diesem Gebiete funktioniert in der Regel in jeder Querreihe nur ein Zahn, sodass der Positionsänderungswinkel II-I manchmal bedeutend mehr als 100° erreichen kann. Die Zähne der 11. Reihe vermitteln in ihrer Form zwischen den genannten Zähnen und den Zähnen der hinteren Gebisspartie, indem sie zwar langgestreckt, aber niedrig sind. Auch in dieser Reihe steht nur ein Zahn in Funktion. Die Zähneder auf die 11. folgenden Reihen nehmen von vorne nach hinten rasch an Länge (mesiodistaler Ausdehnung) ab. Sie sind niedrig, gerieft und von einer Form, die einigermassen an mesozoische Formen wie *Acrodus* erinnert. In diesem Gebiete stehen in jeder Querreihe mehrere Zähne gleichzeitig in Funktion. Die Positionsänderungswinkel II-I, III-II, IV-III usw. sind demgemäss klein und von ungefähr gleicher Grösse. Die Zähne der benachbarten Querreihe sind dicht gedrängt.

Abb. 29.
Notidanus griseus Cuv.
(= *Hexanchus griseus* Raf.).
Innenansicht der Unterkieferbezahnung. Ca. 0,4 × nat. Gr.

Obwohl die Anordnung etwas unregelmässig ist, lässt sich erkennen, dass oft die Zähne benachbarter Querreihen miteinander alternieren. Diese Verhältnisse erinnern an das Rajiden-Gebiss und an die Anklänge an Rajiden-Verhältnisse, die sich gegen den Mundwinkel hin auch im Gebiss der Lamniden noch finden; vergl. Abb. 30.



ABB. 30.

Notidanus griseus Cuv. (= *Hexanchus griseus* Raf.).

Hintere Partie der Bezahnung des linken Unterkiefers, Innenansicht. Die Zahnplatte, von der die mesiale Hälfte weggebrochen ist, stand im Begriffe, sich über den Kieferrand hinwegzuschieben, um sich mit ihrem hohen Sockel der Aussenfläche des Kiefers anzulegen. Ca. 0,5 × nat. Gr.

Im Unterkiefer erlangen die Zähne der 2. bis 7. Querreihe bedeutende Grösse, eine ausserordentliche Höhe des Sockels und die Sägeblattform der Krone. Die Zähne der symphysealen Reihe erreichen eine für Symphysenzähne ansehnliche Grösse, sind aber sehr viel kleiner als die Zähne der folgenden Reihe. In der Symphysenreihe, wie in den folgenden sechs Querreihen steht jeweils nur ein Zahn in Funktion; der Positionsänderungswinkel II-I kann zufolge dessen bis zu 180° erreichen. Die folgenden Positionsänderungswinkel III-II usw. sind sehr klein; die jüngsten Zahnscherbchen können sogar steiler stehen als ihre labialen Nachbarn. Dies ist deswegen möglich, weil auf den jungen Stadien der Zahnsockel noch nicht ausgebildet ist. Bei den noch nicht funktionierenden Zähnen ist die Spitze nach unten, der Sockel nach oben gekehrt. Zahnan-

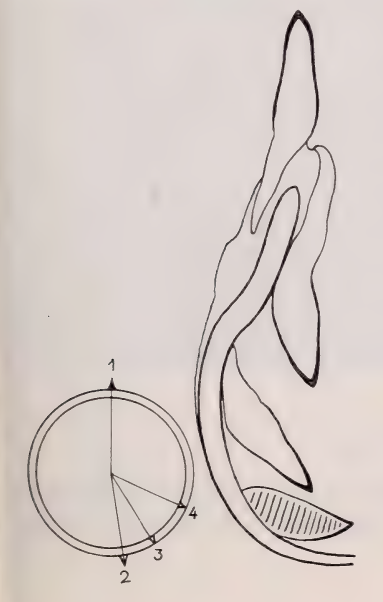


ABB. 31.

Notidanus griseus Cuv. (= *Hexanchus griseus* Raf.).

Vertikalschnitt durch die 1. Querreihe von Zähnen des Unterkiefers in Ansicht von vorn, sowie Kreisschema der Positionsänderungswinkel. Ca. 2,6 × nat. Gr.

lagen, die noch lange brauchen, bis sie in ihre definitive Position gelangen, liegen noch tief. Aus den verschiedenen vorliegenden Positionen lässt sich der Vorgang rekonstruieren, wie der Ersatzzahn mit nach oben gewendeter Basis sich an der Innenfläche des Kieferknorpels aufwärts schiebt, und zwar bis über den Kieferrand hinaus, sodass sich die Sockelplatte des Ersatzzahnes an die linguale Fläche des funktionierenden Zahnes anlegt. Wenn dann der funktionierende Zahn ausfällt, so verschiebt sich der Ersatzzahn mit seiner künftigen lingualen Fläche noch mehr am Unterkiefer, um dann auf der Oberkante des Unterkiefers nach aussen überzukippen und sich mit der Sockelplatte an der Aussenfläche des Unterkiefers zu befestigen. In Abb. 30 ist ein Stadium festgehalten, in welchem der Ersatzzahn eben diese Kippbewegung ausführt. Die ca. 10 hintersten Zahnreihen des Unterkiefers weisen wie diejenigen das Oberkiefers kleine, nach hinten rasch an Grösse abnehmende Zähne auf, von denen in jeder Querreihe eine ganze Anzahl gleichzeitig in Funktion stehen. Auch sie sind dicht gedrängt und bisweilen ist ein Alternieren der Zähne benachbarter Querreihen feststellbar. Hinsichtlich des Positionsänderungswinkels und hinsichtlich des Vergleiches mit Rajiden und Lamniden gilt das für die hintersten Zähne des Oberkiefers von *Hexanchus* gesagte.

i) Spinaciden und Scymniden.

Scymnus lichia Cuv. (*Scymnorhinus licha* Bonnaterre.)

Unter den Spinacides im Sinne von Müller und Henle (1841), den Spinaciden bei Günther (1886), die bei S. Garman (1913) auf die Familien der Squalidae und der Scymnorhinidae verteilt werden, finden sich recht verschiedenartige Ausgestaltungen des Gebisses, die trotz all der Differenzen gewisse gemeinsame Züge erkennen lassen. Es wäre eine lohnende Aufgabe, der vergleichenden Betrachtung des Gebisses der Spinaciden eine eingehende Untersuchung zu widmen; dafür reichte jedoch das mir vorliegende Material nicht aus. So zog ich es vor, die Untersuchung auf *Scymnus lichia* Cuv. zu beschränken, von welcher Gattung und Art mir wenigstens eine Anzahl von Exemplaren zur Verfügung standen, von denen eines zur Anfertigung von Präparaten verwendet werden konnte.



Abb. 32.

Scymnus lichia M. u. H. (= *Scymnorhinus licha* Bonnat. sp.).
Innenansicht der rechten Gebisshälfte. Die Zähne der symphysealen Reihe des Unterkiefers sind durch den Schnitt halbiert. Ca. 2.4 × nat. Gr.

Vom Habitus des Gebisses von *Scymnus lichia* gibt Abb.33 ein Uebersichtsbild, aus welchem die beträchtlichen Form- und Grössenunterschiede der oberen und der unteren Zähne hervorgehen. Oben wie unten sind je 19 Querreihen von Zähnen vorhanden, nämlich je eine Symphysenreihe und jederseits davon je 9 Querreihen. Während im Oberkiefer in jeder Querreihe zwei bis drei Zähne gleichzeitig in voller Funktion stehen (siehe Abb. 34), funktioniert im Unterkiefer in jeder Querreihe nur ein Zahn; alle lingual

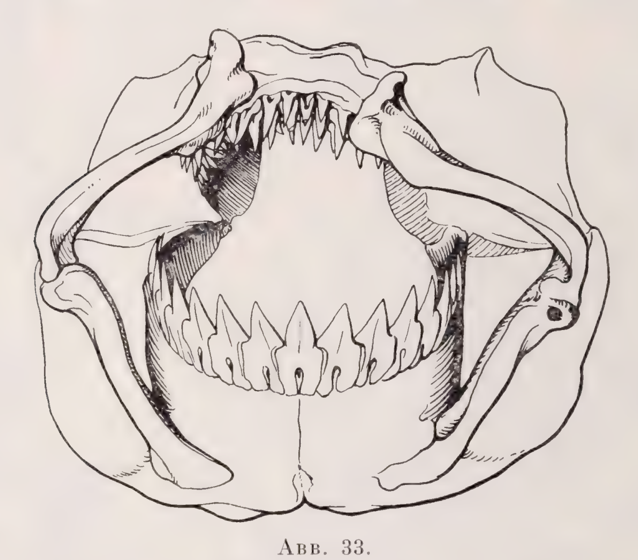


Abb. 33.

Scymnus lichia M. u. H. (= *Scymnorhinus licha* Bonnat. sp.).
Ansicht des Gebisses von vorn, nach einem Trockenpräparat. Einige der oberen Zähne verdeckt durch die Lippenknorpel, deren Stellung durch das Schrumpfen des Knorpels während des Eintrocknens leicht verändert wurde. Ca. nat. Gr.

davon befindlichen Zähne liegen mit ventral und etwas lingual gerichteter Spitze noch darnieder; siehe Abb. 32 und Abb. 35. Demgemäss ist der Positionsänderungswinkel II-I im Unterkiefer sehr gross; er erreicht etwa 140°. Die Oberkieferzähne sind spitzkegelförmig, ihre Spitze ist nach hinten und innen gekrümmt; die allein funktionierende eine Reihe von Unterkieferzähnen ist steil aufgerichtet; ihre Spitzen sind nur wenig nach hinten gerichtet. Die mesiale und die distale Kante der Zahnkrone ist scharf schneidend und überaus fein gezähnelt. Eine besondere Eigenart des *Scymnus*-Gebisses besteht in der ausgesprochenen Kulissenstellung

der Zähne. Die distale Partie des funktionierenden Zahnes der nullten (symphysealen) Reihe überlagert die mesiale Partie des labialsten Zahnes der ersten Reihe, dessen distale Partie ihrerseits die mesiale Partie des funktionierenden Zahnes der 2. Reihe überdeckt. Dieses Imbricieren wiederholt sich in gleichem Sinne bis zur hintersten (9.) Reihe. Ein entsprechendes Ueberdeckungsverhältnis zeigen auch die Ersatzzähne; siehe Abb. 32.



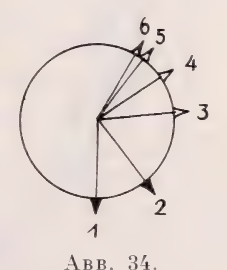


ABB. 34.
Scymnus lichia M. u. H. (= *Scymnorhinus licha* Bonnat. sp.). Vertikalschnitt durch die erste Querreihe von Zähnen des linken Palatoquadratums, sowie Kreisschema der Positionsänderungswinkel Ca. 3 × nat. Gr.

Aus diesen Lagebeziehungen ergibt sich, dass im Unterkiefer notwendigerweise eine ganze Längsreihe von Zähnen fast synchron in Funktion treten muss, wobei der Zahn der symphysealen Reihe den Anfang macht. Die Zähne sind so ineinander verkeilt, dass der Ersatz irgend eines einzelnen Zahnes erst dann möglich wird, wenn der Symphysen-Zahn das Signal zum Wechsel der ganzen Längsreihe gegeben hat. In diesem konkreten Sinne könnte von einem stichobolen Verhalten, einem Wechsel einer ganzen Reihe, gesprochen werden. Dies geht deshalb nicht an, weil L. BOLK den Ausdruck in völlig anderem Sinne zur Veranschaulichung seiner theoretischen Auffassung des Zahnwechsels der Säugetiere verwendet hat.

Die steil aufgerichteten funktionierenden Zähne des Unterkiefers reichen an der Aussenfläche des Kiefers mit ihrem hohen Sockel ziemlich weit hinunter; die Grenze zwischen Sockel und Krone ist deswegen makroskopisch nicht so scharf wie bei manchen anderen Haifischzähnen, weil der schmelzartige Glanz der Krone sich basalwärts allmählich verliert. An der lingualen Fläche des funktionierenden Zahnes schiebt sich die Basis des nächstgelegenen Ersatzzahnes, dessen Spitze noch nach hinten gerichtet ist, so weit in die Höhe, dass bei Betrachtung des Gebisses von innen von der eigenartigen Schulter, mit der jeder Zahn distal seinen Nachbarn überdeckt, am funktionierenden Zahn nichts zu sehen ist. Auf dem Querschnittsbilde (siehe Abb. 35) tritt der obere Rand des Kieferknorpels deswegen deutlich hervor, weil diese Partie intensiv

verkalkt und sich durch grelle weisse Färbung von der Umgebung abhebt. Es ist deutlich zu erkennen, dass die nach oben gerichtete Basis des Ersatzzahnes höher hinaufreicht als der Kieferrand. Auf dem Querschnittsbilde unmittelbar unter dem Kieferrande folgen sich somit in der Richtung von aussen nach innen der Sockel des funktionierenden Zahnes, der Kieferknorpel und der Sockel des ersten Ersatzzahnes, während über dem Kieferrande der Sockel des Ersatzzahnes sich der Innenfläche des funktionierenden Zahnes anlegt. Der Ersatzzahn muss beim Zahnwechsel sozusagen über den Kieferrand hinüberturnen. Vermutlich wird sich die nach oben schauende Basis, die den Kieferrand schon etwas überragt, nach dem Ausfallen des funktionierenden Zahnes noch etwas mehr in die Höhe schieben, um dann, ähnlich wie dies für *Notidanus*-Unterkieferzähne sich tatsächlich beobachten lässt (vergl. Abb. 30) überzukippen und auf der Aussenfläche des Unterkiefers hinabzugleiten, bis sie die ihr zukommende Position erreicht hat. Der Unterschied gegenüber *Notidanus* besteht in der ausgesprochenen Kulissenstellung der *Scymnus*-Zähne, die nur den Wechsel einer ganzen Längsreihe, nicht aber den Wechsel von einzelnen Zähnen gestattet. Es ist anzunehmen, dass dieser Wechsel sich bei *Scymnus* sehr rasch vollzieht, weil das Gebiss nicht während längerer Zeit funktionsuntüchtig sein darf. Möglicherweise ziehen sich die Tiere während des Zahnwechsels in irgendwelche Schlupfwinkel zurück.



Abb. 35.
[*Scymnus lichia* M. u. H.
(= *Scymnorhinus licha* Bonnat. sp.).
Vertikalschnitt durch die 1. Querreihe von Zähnen des linken Unterkiefers, sowie Kreisschema der Positionsänderungswinkel. Ca. 2 × nat. Gr.

Die funktionellen Leistungen des Gebisses, namentlich der Unterkieferzähne, scheinen sehr beträchtlich zu sein, wenn sie

vielleicht auch nicht an diejenigen von *Laemargus borealis* reichen, die in vielen Schilderungen (vergl. z. B. BREHM's Tierleben, 4. Aufl., Bd. 3, 1914) besonders hervorgehoben werden. Für die Wirkungsweise des Gebisses dürfte von Bedeutung sein, dass die Schnauze verhältnismässig stumpf ist. Dadurch erhält die Mundöffnung eine nahezu terminale Lage. Die bedeutende Höhe des Unterkieferknorpels und sein massiver Bau sprechen für eine kräftige Entwicklung der Trigeminus-Muskulatur. Die untere Partie der Zahnkrone und der Zahnsockel haben zwar eine bedeutende Höhe, aber nur eine geringe labio-linguale Ausdehnung. Auch der labiolinguale Durchmesser des Kieferknorpels, der sich naturgemäss an trocken konservierten Exemplaren nicht genauer feststellen lässt, scheint klein zu sein. Deshalb liegt die Vermutung nahe, dass die geschilderte Lage des ersten Ersatzzahnes, der sich mit seiner nach oben gerichteten Basis der Innenfläche des funktionierenden Zahnes anlegt, nicht allein hinsichtlich der Positionsänderung beim Zahnwechsel von Bedeutung sein dürfte, sondern dass sie noch in einer weiteren Beziehung eine sinnvolle Einrichtung darstellt. Die Zahnbasis des Ersatzzahnes scheint mir dadurch, dass sie über den Rand des Kieferknorpels hinaufreicht und sich an die Innenfläche des funktionierenden Zahnes anlegt, für diesen ein Widerlager zu bilden.

Auch die kräftige Entwicklung der Lippenknorpel, die aus Abb. 33 zu ersehen ist, scheint mir mit den beträchtlichen Leistungen der Unterkieferbezahnung in einem gewissen Zusammenhang zu stehen. Der Unterkiefer stellt eine Schneidemaschine dar. Die Lippenknorpel scheinen hier die Aufgabe zu haben, das sichere Funktionieren dieses Apparates auch bei starker Beanspruchung zu garantieren. Sie stellen gleichsam eine Führungseinrichtung für die vordere Unterkieferpartie bei der Kieferbewegung dar.

Die durchaus andersartigen Verhältnisse im Oberkiefer gehen aus Abb. 34 hervor. Von den vielen kleineren, schmäleren, nach hinten gerichteten, gekrümmten Oberkieferzähnen stehen gleichzeitig mindestens zwei in Funktion; der Positionsänderungswinkel II-I ist demgemäss bedeutend kleiner als im Unterkiefer. Die nach hinten bzw. nach innen gekrümmten Zähne haben offenbar nur den Sinn von Widerhaken, die ein Entweichen der Beute zu verhindern haben oder die, wenn es sich um einen Angriff auf

Tiere handelt, die grösser sind als der Angreifer selber, ein Festhaken am Gegner ermöglichen sollen.

Die weiteren mir vorliegenden Exemplare von *Scymnus lichia* zeigen durchaus gleichartige Gebissverhältnisse wie das beschriebene und abgebildete Stück. Im Habitus des Gebisses gleichartig, aber durch eine bedeutend grössere Zahnzahl verschieden ist ein trocken konserviertes Gebiss aus dem Basler Museum (9325). Die Zahl der Querreihen von Zähnen beträgt oben ca. 50, unten 29, d. h. unten schliesst sich an den Symphysenzahn jederseits eine aus 14 Zähnen bestehende Längsreihe an. Die vorderen Zähne sind relativ schmäler und höher, als bei *Scymnus lichia.* Die messerscharfe mesiale und distale Kante der Hauptspitze der Unterkieferzähne ist nahezu glatt; ein ganze feine Zähnelung ist nur unter der Lupe erkennbar. Die Form des Unterkiefers ist weniger gedrungen; insbesondere ist die Symphyse der Unterkieferknorpel relativ weniger ausgedehnt und weniger steil stehend. Die Lippenknorpel haben sich an dem Präparate nicht erhalten. Das Stück könnte zu *Scymnus brasiliensis* Quoy & Gaimard *(Isistius brasiliensis* Gill) oder zu einer nahe verwandten Form gehören.

Acanthias vulgaris Risso (*Squalus acanthias* L.).

Von dieser Gattung und Art liegt mir nur ein trocken konserviertes Gebiss vor; beide Kiefer, namentlich der Oberkiefer, haben beim Eintrocknen eine starke Deformation erfahren. Wie schon Müller und Henle in der Gattungsdiagnose hervorgehoben haben, sind die „Zähne oben und unten schneidend, mit fast horizontaler Schneide und nach aussen gerichteter Spitze“. In beiden Oberkiefern zusammen sind ca. 28 Querreihen vorhanden, in beiden Unterkiefern zusammen deren 25. Die liegende distalwärts gerichtete scharfe Spitze findet sich an den Unterkiefern auch anderer Spinaciden in ähnlicher Weise; charakteristisch für *Acanthias* ist, dass hier auch die Zähne des Oberkiefers durchaus gleichartige Form und Anordnung aufweisen, wie diejenigen des Unterkiefers. Die Funktionsweise des Gebisses war demnach wesentlich verschieden von derjenigen des Gebisses von *Spinax niger* (*Etmopterus spinax* (L.)) und anderen ähnlichen Formen, bei denen die Zähne des Oberkiefers spitzkegelförmig sind. Ein Unterschied gegenüber den ähnlichen Oberkieferzähnen von *Scymnus* besteht darin,

dass die oberen Zähne von *Scymnus* stark gekrümmt sind, diejenigen von Spinax dagegen nicht.

Oben wie unten stehen an dem mir vorliegenden Exemplare von *Acanthias vulgaris* in jeder Vertikalreihe je zwei Zähne in Funktion. Diejenigen der labialen Reihe stehen mehr oder weniger aufrecht, während diejenigen der lingualen Reihe nach hinten bzw. nach innen gerichtet sind. Durch diese Stellung wird von den beiden Reihen eine Furche begrenzt. Zufolge der starken Deformierung, welche die Kieferknorpel beim Eintrocknen erfahren haben, lässt sich nicht feststellen, ob die labiale obere Zahnreihe in die von der labialen und lingualen unteren Reihe gebildete Furche eingreifen kann, oder umgekehrt die labiale untere Reihe in die von der labialen und der lingualen oberen Reihe gebildete Furche oder ob es bei geschlossenen Kiefern überhaupt nicht zu einer so präzisen Occlusion kommt. Im oberen wie im unteren Kiefer sind in jeder Querreihe der dritte Zahn, wie die folgenden Zahnanlagen noch nicht aufgerichtet, sondern niederliegend, mit nach oben gerichteter Basis und nach unten schauender Spitze bzw. Schneide. Der grösste Positionsänderungswinkel ist demgemäss der Winkel III-II; er beträgt schätzungsweise etwa 100°.

Acanthias uyatus Müller und Henle (*Centrophorus uyatus* M. & H. sp.).

Das einzige mir vorliegende Exemplar ohne Herkunftsbezeichnung, ein getrockneter Schädel mit Gebiss aus dem Basler Museum, stimmt hinsichtlich des Gebisses mit der von Garman (1913, p. 197-198) gegebenen Beschreibung überein, sodass die Benennung zutreffen dürfte. Bei *Acanthias vulgaris* Risso sind obere und untere Zähne gleichartig, indem bei beiden die mesiale Kante der nach hinten gewendeten Hauptspitze eine scharfe Schneide bildet. Bei *Centrophorus uyatus* M. & H. sp. sind die oberen Zähne spitz kegelförmig, in der Ansicht von aussen von dreieckigem Umriss. Hinsichtlich des Zahnwechsels verhalten sich die Zähne des Unterkiefers wie diejenigen von *Acanthias vulgaris*; die zweite Längsreihe von steil aufgerichteten schneidenden Zähnen nimmt die höchste Stellung ein; labial davon findet sich die erste Längsreihe an der Aussenfläche des Kiefers in einer etwas steileren Position. Die lingual von der höchsten Reihe gelegenen Zähne kehren, wie bei *Acanthias vulgaris*, die Basis nach oben, die Spitze nach unten und sind noch nicht in Funktion; der grösste Positionsänderungs-

winkel ist demgemäss der Winkel III-II. Er kann bis gegen 180° betragen. Die Stellung der oberen Zähne bietet eine Besonderheit, der wir bisher noch nicht begegnet sind. Von den 6-7 erkennbaren Zähnen bzw. Zahnanlagen einer Vertikalreihe finden sich nämlich die am labialsten gelegenen auf der Aussenfläche des Palatoquadratknorpels in aufgerichteter Stellung, wobei die Zähne gleicher Ordnung deutlich ausgesprochene Längsreihen bilden. Naturgemäss liegt dabei die labialste Längsreihe auf der Aussenfläche des Palatoquadratums am höchsten, darunter folgt die Längsreihe der Zähne II, deren Zähne ebenfalls steil aufgerichtet sind. Die dritte Reihe nimmt den Kieferrand des Palatoquadratums ein; ihre Zähne sind, namentlich gegen den Kieferwinkel hin, erst in Aufrichtung begriffen. Da bei den oberen Zähnen keine ausgesprochene Kulissenstellung vorliegt, so ist eine Positionsänderung einzelner Zähne innerhalb einer Längsreihe möglich. Die nach innen folgenden Zähne sind noch nicht in Funktion; ihre Spitze ist noch nach unten gerichtet. Der grösste Positionsänderungswinkel ist demgemäss der Winkel IV-III.

Die geschilderten Lagebeziehungen der Zähne des Palatoquadratums von *Centrophorus uyatus* sind insofern von Interesse, als sie die Anhaltspunkte für Vermutungen darüber geben, wie aus allgemeinen Selachier-Verhältnissen die spezielle Gestaltung der Unterkieferbezahnung bei *Scymnus* und derjenige beider Kiefer bei *Acanthias vulgaris* entstanden sein mag. Für beide Fälle ist die Herausbildung einer ausgesprochenen Kulissenstellung bedeutsam; dass die Hauptspitze nach hinten neigt und mit ihrer mesialen Kante einen Teil einer einheitlich wirkenden Messerschneide bildet, die sich aus den Zähnen der ganzen Längsreihe zusammensetzt, ist eine verbreitete Einrichtung, für welche die Unterkiefer von *Acanthias*, *Laemargus* und *Centrophorus* als Beispiele hervorgehoben seien. Im Unterkiefer von *Scymnus* findet sich zwar wohl die ausgesprochene Kulissenstellung, dagegen steht die Achse der Hauptspitze etwa senkrecht zum Kieferrande; die Wirkungsweise solcher Gebisse ist von derjenigen von *Laemargus* und *Acanthias* wesentlich verschieden.

Echinorhinus sp.

Ein trocken konserviertes Haigebiss aus dem Naturhistorischen Museum Basel, ohne Herkunftsbezeichnung und Benennung,

stimmt in der Form der Zähne so gut mit der Abbildung überein, die L. Agassiz (1833-1843), Tab. E, Fig. 13) gegeben hat, und überdies mit der Beschreibung des Gebisses bei Müller und Henle (1841, p. 96) und bei S. Garman (1913, p. 243), dass an der Zugehörigkeit zu dieser Gattung nicht gezweifelt werden kann.

Im Gebiss verrät sich die Zugehörigkeit zu den *Scymni* im Sinne von Müller und Henle (1841) dadurch, dass die Hauptspitze des Zahnes nach hinten gerichtet ist, sodass die mesiale Kante eine fast horizontal liegende Schneide bildet. Ein wesentlicher Unterschied besteht darin, dass sowohl unten wie oben die Zähne der einzelnen Vertikalreihen völlig von einander distanziert sind; es kommt zu keinerlei Ueberdeckung. Bemerkenswert ist ferner, dass sowohl im Oberkiefer, wie im Unterkiefer in jeder Querreihe nur ein Zahn funktioniert. Die lingual darauf folgenden Zähne, — es sind deren in der Regel in jeder Querreihe noch drei vorhanden, von denen der lingualste sich im Stadium eines des Sockels noch völlig entbehrenden Zahnscherbchens befindet — sind noch niederliegend. Der Positionsänderungswinkel II-I ist demgemäss sehr beträchtlich. Er kann volle 180° erreichen. Die Kieferknorpel sind verhältnismässig zart gebaut. Der Zahnsockel hat eine beträchtliche Höhe; er ist am labialsten Ersatzzahne schon völlig ausgebildet und schiebt sich mit nach oben gekehrter Basis an der lingualen Kieferfläche bis auf die Höhe des Kieferrandes. Es ist deshalb anzunehmen, dass dank dieser Position des Ersatzzahnsockels ein Widerlager für den funktionierenden Zahn gebildet wird. Die Positionsänderung, die der Ersatzzahn ausführen muss, um in seine definitive Stellung zu gelangen, dürfte ähnlich sein, wie bei den Unterkieferzähnen von Hexanchus und Heptanchus. Die genannten Verhältnisse differieren so beträchtlich von den Scymniden, dass es auch vom Standpunkte der Gebissbeurteilung zu begrüssen ist, dass die Gattung zum Repräsentanten einer besonderen Familie, der Echinorhinidae, gemacht wurde (vergl. S. Garman, 1913, p. 242).

Vom Grönlandhai liegt ein wohl von der Hand Rudolf Burckhardt's als *Laemargus rostratus* angeschriebenes, trocken konserviertes Gebiss vor. Das Exemplar ist bedeutend kleiner als das bei Günther (1886, Fig. 130) abgebildete Exemplar. Nach den bei S. Garman (1913, Plate 15) gegebenen Abbildungen entspricht die Zahnform eher *L. borealis* (Müller und Henle), *Somniosus microcephalus* (Schneider) als *L. rostratus* Helbing, *Somniosus brevipenna*

(De Kay). Die Artbestimmung erscheint mir deshalb etwas unsicher. Die spitzen, gekrümmten Oberkieferzähne sind in ca. 56 Reihen, d. h. ca. 28 in jeder Kieferhälfte, angeordnet, die Unterkieferzähne in 33 Reihen, d. h. 16 zu jeder Seite des Symphysenzahnes. Während im Oberkiefer in jeder Querreihe mindestens 3 Zähne als nach innen und hinten gekrümmte Widerhaken in voller Funktion stehen, funktionieren an dem mir vorliegenden Exemplare im Unterkiefer in steil aufgerichteter Stellung in jeder Reihe zwei Zähne. Die Kulissenstellung, d. h. Ueberdeckung des mesialen Randes der Basis eines Zahnes durch den Nachbarn, die sich von der Symphyse in gleichartiger Weise bis zum Kieferwinkel wiederholt, entspricht durchaus dem für den *Scymnus*-Unterkiefer abgebildeten Verhalten. Die Lippenknorpel sind an dem mir vorliegenden Trockenpräparate nicht erhalten. Für eine genauere Ermittlung der Stellungsänderung der Zähne beim Zahnwechsel und namentlich auch für die Ermittlung der Lagebeziehung der Zähne zum Oberrande des Unterkiefers wäre die Anfertigung von Präparaten erforderlich gewesen; da es nicht anging, das eine vorhandene Gebiss dafür zu opfern, musste darauf verzichtet werden.

Die kräftige Ausbildung der Unterkieferknorpel entspricht den gewaltigen Leistungen des Gebisses von *Laemargus*, von denen zahlreiche Beobachter berichtet haben. Dadurch, dass die Hauptspitze der Unterkieferzähne nicht wie bei *Scymnus* mehr oder weniger in die Höhe strebt, sondern nach hinten gerichtet ist, bildet die auf dem Kieferrande am höchsten gelegene Reihe von funktionierenden Zähnen funktionell eine einzige messerscharfe, leicht gekerbte Schneide; labial davon liegt an dem mir vorliegenden Exemplare, in einem etwas tieferen Niveau, eine weitere Reihe von aufgerichteten Zähnen, die offenbar, nachdem sie eine Zeit lang auf der Höhe des Kieferrandes gestanden hatte, in diese tiefere Lage an der Aussenfläche des Kiefers geriet. An dem von Günther (1886, Fig. 130) abgebildeten Exemplare funktionieren im Unterkiefer, wie schon erwähnt, drei Reihen von aufgerichteten Zähnen miteinander. Die weiter lingual gelegenen Zähne jeder Querreihe haben ihre Spitze nach unten hinten, die Basis nach oben gekehrt. Der grösste Positionsänderungswinkel ist somit derjenige von III-II. Für eine genauere Ermittlung der Positionsänderung wären eingehendere Untersuchungen erforderlich.

3. VERGLEICHENDE BETRACHTUNG

Wenn auch das mir für die Durchführung der vorliegenden Arbeit zu Gebote stehende Gebissmaterial nicht für eine Untersuchung sämtlicher Selachier-Familien ausreichte, so konnten doch Vertreter von zehn Familien hinsichtlich des Zahnwechsels studiert werden. Dabei zeigte sich, dass die natürlichen Gruppen von Haifischen, die unter Berücksichtigung der Gesamtorganisation des Körpers von den Systematikern aufgestellt wurden, auch hinsichtlich des Gebisses und insbesondere hinsichtlich des Zahnwechsels für diese Gruppen charakteristische Eigenarten aufweisen. Wenn auch die einzelnen Gattungen und Arten einer Familie in der Form der Zähne bedeutende Unterschiede zeigen, lassen sich hinsichtlich des Zahnwechsels oft gemeinsame Züge auffinden, die für die ganze Familie charakteristisch sind. Die Untersuchung wurde ohne Rücksicht auf die Verwandtschaftsverhältnisse nach rein vergleichend anatomischen Gesichtspunkten durchgeführt. Die erst nachträglich vorgenommene Konfrontierung mit den Ergebnissen der Systematik liess im grossen Ganzen eine erfreuliche Uebereinstimmung zu Tage treten. Von systematischen Werken wurden neben dem von A. Günther (1870) verfassten Katalog der Fische des Britischen Museums, hauptsächlich das grundlegende Werk von J. Müller und J. Henle (1841) zu Rate gezogen, von neueren Werken « The *Plagiostomia* (sharks, skates and rays) » von S. Garman (1913). In dieser umfassenden Arbeit haben so eingebürgerte Gattungsnamen wie *Lamna*, *Cestracion* usw., die uns aus den Werken vom G. Cuvier und von L. Agassiz vertraut sind, auf Grund von Feststellungen von Prioritäten anderen Namen weichen müssen. Im Zusammenhang damit hat S. Garman auch die Bezeichungen der Familien geändert. In der Annahme, dass dem Leser in der Regel die alteingeführten Namen vertrauter sein dürften, habe ich diese in den Vordergrund gestellt, ebenso die von Günther verwendeten Familiennamen und die durch die Handhabung der Prioritätsgesetze geforderten Bezeichnungen nur in Klammer beigefügt. Nebenbei sei hier der Hoffnung Ausdruck gegeben, dass Namen wie *Lamna* und *Cestracion*, die mit den Werken von Cuvier und von Agassiz aufs engste verbunden sind, auf dem

Wege internationaler Verständigung zu nomina conservanda erklärt werden möchten.

Die Ansicht, dass die Hautzähnchen der Elasmobranchier und ihre Gebisszähnchen morphologisch gleichwertige Gebilde darstellen, ist durch die Gleichartigkeit ihres Baues und ihrer Bildungsweise wohl begründet. Nach dieser Vorstellung ist die Auskleidung der Mundhöhle ein Teil des Integumentes, das bei den Selachiern mit Zähnchen versehen ist. Diese Zähnchen traten in den Dienst der Nahrungsaufnahme. Sie gewannen damit erhöhte Bedeutung in funktioneller Hinsicht. Neue Möglichkeiten der Weiterentwicklung ergaben sich daraus, dass sie zu den Teilen des Visceralskelettes in topographische Beziehungen traten. Auf dem Boden dieser Anschauung muss ein Gebisstypus, bei dem viele gleichartig geformte Zähne, die keine bedeutenden Grössenunterschiede aufweisen und gleichzeitig in Funktion stehen, in rein morphologischen Sinn als ursprünglich bewertet werden. Ein derartiger Typus liegt im Gebiss der Rajiden vor, das heisst bei einer Gruppe, die hinsichtlich der mächtigen Entwicklung der Brustflossen als spezialisiert zu gelten hat. Möglicherweise war es nun gerade die genannte übermässige Entwicklung der Brustflossen, die bei den Rajiden eine stärkere Differenzierung einzelner Gebisspartien für besondere Aufgaben verhindert hat. Dadurch, dass sich die linke und die rechte Brustflosse weit nach vorne ausbreiteten, wurde der Mund zu einer verhältnismässig unbedeutenden quergestellten Spalte inmitten der ausgedehnten Ventralfläche des dorsoventral abgeplatteten Körpers. Es ist nun sehr wohl denkbar, dass diese topographischen Verhältnisse es waren, die eine besondere Ausbildung bestimmter Gebissbezirke für spezielle Zwecke verhinderten. Die Möglichkeit z. B. der Herausbildung eines Lamniden-artigen Gebisstypus, bei welchem die vorderen Zähne zu mächtigen, scharf schneidenden Dolchen wurden, war für die Rajiden mit der genannten Brustflossenentwicklung von vorneherein abgeschnitten.

Die Zähne von *Raja* bestehen lediglich aus Orthodentin (vergl. B. Peyer, 1937). Sie erhalten ihre Verfestigung dadurch, dass sich die bei der Anlage des Zahnscherbchens weite Pulpahöhle durch sukzessive Anlagerung von Dentinschichten an die Innenfläche ihrer Wandung verengert. Auch die Hautzähnchen besitzen kein Trabeculardentin. In der Arbeit von E. Marquard (1946) ist die Frage aufgeworfen worden, ob der Zahnbau von *Raja* als ursprüng-

lich anzusehen sei oder ob er aus einer Rückbildung von früher vorhandenem Trabeculardentin hervorgegangen sein könnte. Dass auch die Verhältnisse des Zahnwechsels von *Raja* in der rein vergleichend anatomischen Betrachtung als ursprünglich, nicht als abgeleitet bewertet werden müssen, scheint einigermassen dafür zu sprechen, dass die stammesgeschichtliche Entwicklung im Sinne der durch die vergleichend anatomische Betrachtung nahe gelegten Erwartungen verlaufen sein könnte, mit anderen Worten, dass im Rajiden-Gebiss ein recht ursprünglicher Gebisstypus vorliegen könnte. An tatsächlichen Dokumenten zur Stammesgeschichte in Gestalt von wohlerhaltenen Fossilien liegt aus dem frühen Mesozoikum und aus dem Palaeozoikum noch so wenig vor, dass unsere derzeitige Kenntnis noch als sehr lückenhaft bezeichnet werden muss. Dies ist deshalb nicht verwunderlich, weil das knorpelige Innenskelett, wenn es nicht intensiv verkalkt ist, für die fossile Erhaltung so schlecht geeignet ist, dass nur von den wenigen Fundorten mit optimalen Erhaltungsbedingungen im Zusammenhang erhaltene Funde vorliegen.

Rajiden-Charakter hat auch das Gebiss von *Mustelus laevis*; siehe die Abb. 4, 5 und 6. S. Garman verwirft auch diesen Gattungsnamen und verwendet statt dessen die Gattungsbezeichnung *Galeorhinus*. Wie bei Rajiden, sind auch bei *Mustelus* obere und untere Zähne gleichartig. Von der Symphyse gegen den Kieferwinkel erfolgt lediglich eine allmähliche, nicht sehr bedeutende Grössenabnahme. Die alternierende Stellung der Zähne benachbarter Querreihen ist sehr ausgesprochen. Zahlreiche Zähne stehen gleichzeitig in Funktion. Demgemäss erfolgt der Positionswechsel in zahlreichen Einzelschritten von geringem Ausmass. Die Zähne bestehen, wie die Hautzähnchen, nur aus Orthodentin. Die Grössenunterschiede zwischen den Hautzähnchen des Integumentes, den Schleimhautzähnchen und den Hauptzähnen des Gebisses sind bei weitem nicht so gross, wie bei vielen anderen Selachiern. Vom vergleichend anatomischen Standpunkte aus müssen die Gebissverhältnisse von *Mustelus* als sehr ursprünglich gewertet werden. Wie für *Raja*, erhebt sich auch hier die Frage, ob diese Gestaltung auf sekundärer Vereinfachung beruhen könnte. Dafür liegen keinerlei Anhaltspunkte vor. Es liegt deshalb näher anzunehmen, dass sich bei *Mustelus* sehr alte, ursprüngliche Verhältnisse ohne einschneidende Aenderungen erhalten haben.

Für ursprünglich hinsichtlich des Zahnwechsels halte ich auch die Verhältnisse bei den Scylliiden insofern, als in jeder Querreihe zahlreiche Zähne gleichzeitig in Funktion stehen und sich damit die Positionsänderung wie bei *Raja* und bei *Mustelus* in zahlreichen kleinen Schritten vollzieht. Dagegen finden wir bei den *Scylliiden* eine Differenzierung der Zahnform in ähnlichem Ausmasse, wie bei den mesozoischen Hybodontiden, bei denen die Formunterschiede im allgemeinen etwas grösser sind. Der Anteil des Trabeculardentines am Aufbau des Zahnes ist bei den genannten fossilen Formen bedeutender als bei *Scyllium*. Dies könnte mit ihren an sich grösseren Dimensionen zusammenhängen. Aus den mehr oder weniger im Zusammenhang erhaltenen Gebissresten von *Hybodus* und von *Acrodus* lässt sich entnehmen, dass auch bei diesen Formen die mit dem Zahnwechsel verbundenen Positionsänderungen sich in einer Anzahl von Einzelbewegungen von kleinerem Ausmasse vollzogen haben dürften.

Das Gebiss des Port Jackson-shark, *Cestracion*, zeigt hinsichtlich des Zahnwechsels ähnliche Verhältnisse wie die Scylliiden, das heisst es funktionieren in jeder Querreihe eine Anzahl von Zähnen gleichzeitig. Die Positionsänderungswinkel entsprechen diesem Verhalten. Eine gewisse Spezialisierung hat das *Cestracion*-Gebiss insofern erfahren, als im hinteren Gebissabschnitt einige Querreihen von Zähnen im Zusammenhang mit durophager Diät ihre zugespitzte Form verloren haben und zu mehr oder weniger ausgedehnten Platten geworden sind. Noch ausgesprochener durophag ist das Gebiss der verwandten Gattung *Strophodus*. Sie steht *Cestracion* indessen nicht so nahe, als man allein auf Grund der Gestalt der Zähne anzunehmen geneigt wäre, denn im Bau der Flossenstacheln bestehen bedeutende Unterschiede. Die karbonische Gattung *Campodus* besitzt in den seitlichen Gebisspartien Zähne, die nach Form und Anordnung den Verhältnissen bei *Acrodus* und *Cestracion* entsprechen; abweichend ist die ausserordentlich starke Entwicklung der symphysealen Zahnreihe im Unterkiefer; siehe z. B. die Abbildung in ZITTEL's Grundzügen (1922 und 1932), Fig. 102 bzw. 88). Umstritten und unvollständig bekannt ist die Natur des Gebisses der sicher durophagen spätpalaeozoischen Cochliodontiden. Die auf das Karbon und Perm beschränkten Petalodontiden zeigen das ungewöhnliche Verhalten, dass die abgenützten Zähne nicht ausfallen, sondern stehen bleiben, um als Widerlager für die

nachfolgenden Zähne zu dienen; vergl. ZITTEL's Grundzüge (1922 und 1932, Fig. 110 bzw. 147-148). Die spätpalaeozoischen Familien der Edestiden, Cochliodontiden und Petalodontiden erscheinen hinsichtlich des Gebisses sehr spezialisiert; es ist deshalb wahrscheinlich, dass sie erloschen, ohne Nachfolger zu hinterlassen.

Die Herausbildung des Myliobatiden-Gebisses muss im Zusammenhang mit der Aufgabe des Schalenknackens erfolgt sein. Die Frühgeschichte dieser Entwicklung ist nicht bekannt; indessen darf aus der vergleichenden Betrachtung der jetztlebenden Myliobatiden und der nicht über das frühe Tertiär zurückreichenden Fossilfunde angenommen werden, dass sich aus Formen mit einer grösseren Zahl von Querreihen von polygonalen, unter sich mehr oder weniger gleich grossen Zahnplatten Formen entwickelten, bei denen sich die mediane Zahnreihe ausserordentlich stark verbreiterte und zwar nicht durch Fusion, sondern durch Dehnung der einzelnen Elemente. Ein Endglied in dieser Entwicklung stellt *Aëtobatis* dar, bei welcher Gattung nur noch die mediane Reihe vorhanden ist, während *Myliobatis* jederseits von der medianen Plattenreihe immerhin noch zwei oder drei Reihen von kleineren Zähnen aufweist. Die Gebissplatte als Ganzes ist bei *Myliobatis* im Oberkiefer viel stärker gekrümmt, als im Unterkiefer. Diese Differenz kommt in der schematischen Darstellung der Positionsänderungswinkel zu einfachem Ausdruck. Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass sich in Verbindung mit den Gebissleistungen bei *Myliobatis* eine bedeutende Entwicklung der Kiefermuskulatur einstellte, die ihrerseits mit der Ausbildung von Apophysen, stärkeren am Unterkiefer, schwächeren am Oberkiefer, in Zusammenhang zu bringen ist.

Das Lamniden-Gebiss zeigt, verglichen mit demjenigen von *Raja*, von *Mustelus* und von *Scyllium*, im vorderen Gebissteil insofern eine Spezialisierung, als sich hier Fangzähne in Gestalt von grossen, spitzigen, gekrümmten Dolchen entwickelt haben, während der hinterste Gebissabschnitt nahe dem Kieferwinkel Verhältnisse aufweist, die durchaus an diejenigen bei Rajiden erinnern. Dies führt mich zu der Auffassung, dass sich im hintersten Gebissabschnitte von *Lamna* sowohl im oberen, als auch im unteren Gebissabschnitt ursprüngliche Verhältnisse in konservativer Weise erhalten haben. Unterschiede in der Gebissausbildung im Palatoquadrat-Abschnitt gegenüber derjenigen im Unterkiefer sind vor-

handen, aber nicht bedeutend. Im Hinblick auf die im folgenden zu besprechenden Carchariiden sei hervorgehoben, dass bei den Lamniden, abgesehen von dem hintersten Gebissabschnitte, die Querreihen von Zähnen voneinander distanziert sind. Im Gebiss der Rajiden lernten wir alle Uebergänge von Distanzierung der Zahnreihen bis zu enger Ineinanderschachtelung kennen. Distanzierung kann sich bei Rajiden hauptsächlich in der vorderen Gebisspartie einstellen. Bei Lamniden ist die Distanzierung, abgesehen von den hintersten Zahnreihen, allgemein verbreitet. Da die vorderen Zähne bei Lamniden beträchtliche, bei *Carcharodon* sogar riesige Grösse erreichen können, so erlangen diese Stellungsverhältnisse für den Zahnwechsel Bedeutung, indem sich bei Distanzierung benachbarte Querreihen von Zähnen bei Positionsänderungen nicht gegenseitig behindern. Hinsichtlich des Zahnwechsels nehmen die Lamniden eine intermediäre Stellung insofern ein, als in manchen Querreihen mehrere Zähne gleichzeitig in Funktion stehen und die Positionsänderungswinkel II-I und III-II dementsprechend nahezu gleiche Grösse haben. Es gibt aber doch schon Reihen, in denen nur je ein Zahn in Funktion steht, wobei der Positionswinkel II-I entsprechend gross wird. Die hintersten Zahnreihen verhalten sich auch hinsichtlich der Positionsänderung Rajiden-artig.

Die Carchariiden unterscheiden sich von den Lamniden durch eine ausgesprochene Kulissenstellung der Zähne, die sich naturgemäss auch auf den Ablauf des Zahnwechsels auswirkt. Dabei sei hervorgehoben, dass in der Längsreihe von Zähnen, welche die Höhe des Kieferrandes einnehmen, kein strenges Alternieren von etwas mehr labial und etwas mehr lingual postierten Zähnen vorliegt. Bei den Carchariiden steht in der Regel in jeder Querreihe nur ein Zahn in voller Funktion. Obere und untere Gebisspartie zeigen beträchtliche Form- und Grössenunterschiede; die oberen Zähne sind im allgemeinen grösser und relativ breiter.

Die grössere Zahl von Kiemenspalten, welche die Notidaniden auszeichnet, wird jedenfalls mit Recht als ein Erbe aus alter Zeit betrachtet. Hinsichtlich der Gebissentwicklung ist diese Selachierfamilie als weitgehend spezialisiert zu betrachten. Die Unterschiede in der Form und in der Anordnung der oberen und der unteren Zähne sind ausserordentlich gross.

Während in der mittleren Partie des oberen Gebissteiles gleich-

zeitig mehrere Zähne in jeder Querreihe funktionieren, steht in den Querreihen der seitlichen oberen Gebisspartie und nahezu im ganzen unteren Gebissabschnitt jeweils nur ein Zahn in Funktion. Rajidenartige Verhältnisse zeigt bei *Notidanus* oben wie unten wiederum der hinterste, dem Kieferwinkel benachbarte Gebissabschnitt. Die Unterkieferzähne besitzen, abgesehen von der symphysealen Reihe und von den genannten hintersten Zahnreihen, eine gezackte Schneide. Nur der in Funktion stehende Zahn ist aufgerichtet; sein lingualer Nachbar kehrt die Spitze nach unten, die Basis nach oben, sodass er, wenn er nach Ausfall des funktionierenden Zahnes dessen Stelle einnehmen soll, eine Positionsänderung von oft nahezu 180° auszuführen hat. Der Positionswechsel wird dadurch eingeleitet, dass sich der Ersatzzahn mit seiner nach oben gekehrten Basis an der innern Kieferfläche emporschiebt, und zwar nicht nur bis zur Höhe des Kieferrandes, sondern noch höher, sodass die Basis des Ersatzzahnes an die Innenfläche des funktionierenden Zahnes zu liegen kommt. Er bildet so ein Widerlager für den funktionierenden Zahn und hilft dessen Verankerung verstärken. Was die beim Zahnwechsel auszuführenden Bewegungen besonders kompliziert, ist die grosse Höhe des Zahnsockels. In der definitiven Stellung ist dieser Sockel mit seiner lingualen Fläche an der Aussenseite des Kieferknorpels befestigt. Um in diese Stellung zu gelangen, muss er beim Zahnwechsel sozusagen über den Kieferrand hinüberturnen. Er tut dies, indem er nach dem Ausfall des funktionierenden Zahnes sich mit der Basis voraus noch etwas mehr in die Höhe schiebt, um dann wie ein sich senkender Wagebalken auf die Aussenfläche des Kiefers überzukippen. In einer Beziehung ist das *Notidanus*-Gebiss einfacher, als die meisten der im Folgenden zu besprechenden Gebisse von Spinaciden und von Scymniden, indem nämlich abgesehen von dem hintersten rajidenartigen Gebissabschnitt keine Kulissenstellung vorliegt. Hinsichtlich der Formverhältnisse im oberen Gebissabschnitt sei auf den beschreibenden Teil verwiesen.

Bei Spinaciden und bei Scymniden findet sich häufig, teils nur im Unterkiefer, teils oben und unten, die Eigentümlichkeit, dass die Hauptspitze des Zahnes schräg nach hinten gerichtet ist, sodass ihre mesiale Flanke eine fast horizontale, nur leicht nach hinten ansteigende Schneide bildet. Gleichzeitig ist ausgesprochene Kulissenstellung sehr häufig. Das Ueberdeckungsverhältnis ist dabei

so, dass der funktionierende Zahn der symphysealen Reihe am meisten labial steht und die Flanken seiner beiden Nachbarn in der Ansicht von aussen überdeckt. Der distale Rand des funktionierenden Zahnes der ersten Querreihe überdeckt seinerseits den mesialen Rand des funktionierenden Zahnes der zweiten Querreihe und das gleiche Ueberdeckungsverhältnis wiederholt sich bis zum Kieferwinkel. Dies hat zur Folge, dass eine Stellungsänderung von Zähnen innerhalb einer Längsreihe ausgeschlossen ist; es kann nur die ganze Reihe auf einmal gewechselt werden. Der Positionsänderungswinkel II-I beträgt meist nahezu 180°. Auch hier bildet die nach oben gekehrte Basis des Ersatzzahnes ein Widerlager für den funktionierenden Zahn.

Im Einzelnen liegen bedeutende Unterschiede vor. Bei *Scymnus* und bei *Laemargus* besteht die obere Gebisspartie aus gekrümmten spitzen Zähnen, von denen in jeder Querreihe gleichzeitig mehrere in Funktion stehen, während bei *Acanthias* obere und untere Gebisspartie gleichartig ausgebildet sind. Intermediär erscheint das Verhalten von *Spinax*, indem die oberen Zähne zwar spitz, aber nicht gekrümmt sind und eine Anordnung in Längsreihen aufweisen. Während bei *Scymnus* im Unterkiefer nur eine Längsreihe funktioniert, sind es bei *Laemargus* und bei *Spinax* unten, bei *Acanthias* unten und oben deren mehrere. Bei *Scymnus* ist die Hauptspitze nicht schräg nach hinten gerichtet, sondern aufrechtstehend; *Echinorhinus*, bei welchem die Hauptspitze ausgesprochen nach hinten gewendet ist, weicht dadurch ab, dass oben wie unten in jeder Querreihe nur ein Zahn funktioniert und dass keine Kulissenstellung vorliegt. Mit ihrem hohen Sockel und mit der Distanzierung der Querreihen erinnern die Zähne dieser Gattung im Habitus etwas an die Unterkieferzähne der Notidaniden.

Das etwas ausführlicher behandelte Beispiel von *Scymnus* zeigt, dass bei dieser Gattung die kleinen, gekrümmten oberen Zähne im Gegensatz etwa zu den Carchariiden funktionell von untergeordneter Bedeutung sein dürften. Den eigentlichen Schneideapparat stellen bei *Scymnus* die funktionierenden Zähne des Unterkiefers dar. Dieser Aufgabe des Gebisses entspricht die Konfiguration des Unterkiefers, der durch grosse Höhe und bedeutende Ausdehnung der Symphyse ausgezeichnet ist. Die stark entwickelten Lippenknorpel scheinen dabei eine Führungseinrichtung zu bilden, die ein sicheres Funktionieren des Schneideapparates gewährleistet.

Aus der vergleichenden Betrachtung des Zahnwechsels und der Anordnung der Zähne der Selachier wurde die Auffassung abgeleitet, dass gewisse Haifischgruppen in dieser Hinsicht Verhältnisse aufweisen, die sich als ursprünglich auffassen lassen, indem sie dem Zustande der Hautzähnchen des Integumentes näher stehen, als andere Haie, deren Gebisszähne im Dienste der Nahrungsaufnahme in verschiedener Richtung eine Spezialisierung erfahren haben. Die Selachier der Gegenwart lassen sich nicht sehr weit in die erdgeschichtliche Vergangenheit zurückverfolgen. Von den Formen des Palaeozoikums sind viele hinsichtlich des Gebisses als entschieden spezialisiert zu betrachten; von andern, auch im Gebiss ursprünglicheren Formen führt keine sichere Verbindung zu den späteren Haifischgeschlechtern. Bei dieser Unvollkommenheit der palaeontologischen Ueberlieferung kommt der vergleichenden Betrachtung, wie sie hier versucht wurde, eine erhöhte Bedeutung zu. Es ist denkbar, dass gerade diejenigen Formen, aus denen die modernen Selachierfamilien hervorgingen, für etwas vollständigere fossile Erhaltung nicht geeignet waren, z. B. wenn ihr Knorpelskelett, wie bei den heutigen Spinaciden, wenig verkalkt war. Wenn dazu, wie ich es für wahrscheinlich halte, ihr Gebiss nach Art von *Mustelus* oder von Scylliiden nur kleine Zähnchen aufwies, die nach dem Zerfall des Tierkörpers sich nur einzeln erhielten, so ist es wohl möglich, dass so unscheinbare Funde in ihrer Bedeutung gegenüber den durophag spezialisierten Formen bisher unterschätzt worden sein dürften. Zum Schluss sei nochmals hervorgehoben, dass die Unterschiede in den Gebiss- und insbesondere in den Zahnwechselverhältnissen der Selachier sich weitgehend mit den systematischen Abgrenzungen decken, die auf Grund anderer Organisationsmerkmale vorgenommen worden sind.

4. ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

Die Zahnwechselverhältnisse werden bei Vertretern von zehn verschiedenen Selachierfamilien, nämlich von Rajiden, Musteliden, Cestracioniden, Myliobatiden, Scylliiden, Lamniden, Carchariiden, Notidaniden, Spinaciden und Scymniden untersucht. Zur Angabe der Positionsänderungen, welche ein einzelner Zahn durchmacht

von dem Zeitpunkte, zu dem sich am lingualen Rande des bezahnten Areales das Zahnscherbchen eben erst angelegt hat bis zum Zeitpunkte, zu dem der Zahn nach einer Wanderung in linguo-labialer Richtung an den labialen Rand des bezahnten Areals gelangt ist und ausfällt, werden die Positionsänderungswinkel verwendet. Der Positionsänderungswinkel II-I gibt den Betrag des Drehung an, die der dem funktionierenden Zahn zunächst liegende Ersatzzahn ausführen muss, um die Stellung des funktionierenden Zahnes zu erlangen, Positionsänderungswinkel III-II die Drehung, die der folgende Ersatzzahn ausführen muss, um in die Stellung des dem funktionierenden Zahne benachbarten Ersatzzahnes zu gelangen, usw. Als hinsichtlich des Zahnwechsels ursprüngliche Gebisstypen werden diejenigen aufgefasst, bei denen in einer Querreihe eine ganze Anzahl von Zähnen gleichzeitig in Funktion stehen und bei denen die Gesamtpositionsänderung sich aus zahlreichen Teilbewegungen von kleinem Ausmass zusammensetzt, als spezialisierte Typen diejenigen, bei denen in jeder Querreihe von Zähnen nur je ein Zahn funktioniert und bei denen der Positionsänderungswinkel II-I sehr gross ist. Des weiteren wird die Bedeutung der topographischen Beziehungen von Zähnen benachbarter Querreihen zueinander für den Vollzug des Zahnnachschubes im Einzelnen untersucht. In vielen Fällen erweisen sich hinsichtlich des Zahnwechsels nur bestimmte Partien des Gebisses als spezialisiert, während andere Gebiete des gleichen Gebisses ursprünglichere Züge bewahrt haben.

5. VERZEICHNIS DER ZITIERTEN LITERATUR

1833-1843. Agassiz, L. *Recherches sur les poissons fossiles*, Vol. 3, Neuchâtel, 1838.

1914. Brehm, A. *Die Fische.* Brehm's Tierleben. 4. Aufl. Leipzig u. Wien.

1926. Clark, B. S. *Rays and Skates.* Invest. Sci. Fish. Board, 1.

1913. Garman, S. *The Plagiostomia.* Mem. Mus. Harvard, 36.

1909. Goodrich, E. S. *Vertebrata craniata* (First fascicle: Cyclostomes and Fishes). In R. Lankester: A Treatise on Zoology, Part IX, London.

1870. Günther, A. *Catalogue of the Fishes in the British Museum*, Vol. 8, London.

1886. —— *Handbuch der Ichthyologie.* Wien.
1946. Marquard, E. *Beiträge zur Kenntnis des Selachiergebisses.* Rev. Suisse de Zool., T. 53, nº 4.
1841. Müller, J. und J. Henle. *Systematische Beschreibung der Plagiostomen.* Berlin.
1840-1845. Owen, R. *Odontography*, Vol. 1 and 2, London.
1937. Peyer, B. *Zähne und Gebiss.* In L. Bolk, etc., Handbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. 3, Berlin und Wien.
1945. —— *Ueber Algen und Pilze in tierischen Hartsubstanzen.* Arch. d. Julius Klaus-Stiftung. Erg.-Bd. zu Bd. 20, 1945, Festschrift für Prof. Dr. Alfred Ernst.
1940. Rauther, M. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. 6, I. Abt., 2. Buch, Teil 1, Leipzig.
1667. Steno, N. *Opera philosophica*, Bd. 2, ed. V. Maar, 1910, Kopenhagen.
1924. v. Zittel, K. A. *Grundzüge der Paläontologie*, Bd. 2, 6. Aufl. (F. Broilli und M. Schlosser), München und Berlin.
1932. —— *Text-book of Palaeontology*, Vol. II, 2d ed. (A. S. Woodward), London.

Tome 54, nº 20. — Août 1947.

Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut
der Universität Zürich.

Ueber einen Einfluss des embryonalen und frühlarvalen Gehirns auf die Gestalt der Rumpf-Schwanzregion bei Triton[1]

von

Ernst HADORN

Mit 18 Textabbildungen.

1. EINLEITUNG

Während die Frühentwicklung der Amphibien sehr eingehend experimentell analysiert wurde, ist über die Entwicklungsphase, die vom gestalteten Embryo zur differenzierten Larve führt, weniger bekannt. Die vorliegenden Experimente möchten einen Beitrag zur Entwicklungsphysiologie dieser spätern Periode liefern. Sie wurden veranlasst durch eine Beobachtung, die im Zusammenhang mit der Aufzucht isolierter Tritonköpfe gemacht wurde (Hadorn 1945). Wir fanden, dass dekapitierte Hinterstücke, bei denen die Operation im Schwanzknospenstadium ausgeführt wurde, mit fortschreitender Entwicklung ausnahmslos eine stark ventrale Abbiegung in der Hinterrumpf- und Schwanzregion zeigen („Kyphoseeffekt"). In der Abb. 1 sehen wir neben dem mikrophthalmischen Kopfstück das dazugehörige „krumme" Hinterstück;

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der „Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich".

dabei ist der Zustand 14 Tage nach der im Glaesner-Stadium 27 erfolgten Operation festgehalten. Kyphotische Missbildungen sind bei Amphibienlarven wiederholt festgestellt worden und zwar vor allem nach Experimenten, die zu Veränderungen im embryonalen Neuralrohr führten (Wiemann 1922, Detwiler 1923, 1946 *a*, Nicholas 1929, 1930).



Abb. 1.
Mikrophthalmisches Kopfstück mit zugehörigem kyphotischem Hinterstück. Verg. 12 ×.

Nachdem aus unseren Vorversuchen klar geworden, dass ohne Kopf kein gerades Auswachsen der Rumpf-Schwanzzone erfolgt, war zunächst zu untersuchen, ob der beobachtete Effekt auch dann eintritt, wenn nicht der ganze Kopf, sondern nur einzelne Zonen abgeschnitten werden. Es galt also, das für die Gestaltung des Hinterteils massgebende Kopfareal genau zu lokalisieren (S. 372). Sodann stellte sich das Problem, auf welchem Wege der Kopfeinfluss nach hinten geleitet wird. Lokalisierte Exstirpationen im Bereiche des Rückenmarkes (S. 376) oder der Chorda (S. 379) konnten hier Auskunft geben. Im weitern war zu prüfen, bis zu welchem Entwicklungsstadium der Krümmungseffekt durch Dekapitierung noch erzielt werden kann (S. 384). Von Interesse ist überdies die Frage, ob eine Beziehung besteht zwischen dem Ausmass des abgetrennten Vorderteils und dem Grade der Abkrümmung im Hinterstück. Da sich die Abbiegung gleichzeitig mit dem

fortschreitenden Wachstum des Schwanzes vollzieht, war ferner zu prüfen, ob Unterschiede bestehen zwischen der Wachstumsrate krummer und gerader Schwänze (S. 389). Schliesslicht hatten wir die anatomischen Verhältnisse der verbogenen Hinterteile zu untersuchen und mit dem Normalzustand zu vergleichen (S. 387).

2. MATERIAL UND METHODE

Als Versuchsobjekt dienten zur Hauptsache Embryonen des Fadenmolches *Triton palmatus*, daneben auch einige Keime von *Triton alpestris*. Die noch ungefurchten Eier wurden zunächst kurz in 80% Alkohol eingetaucht und nach dem Entfernen der Gallerthüllen mehrmals in sterilem Leitungswasser abgespült. Bis zum Operationsstadium züchteten wir in Leitungswasser. Vor dem experimentellen Eingriff wurde auch noch das Dotterhäutchen entfernt. Operation und Weiterzucht erfolgten in steriler Holtfreter-Lösung. Bei sauberem Arbeiten blieb die Sterblichkeit nach der Operation sehr gering. Aufzucht bei Zimmertemperatur 16-22°.

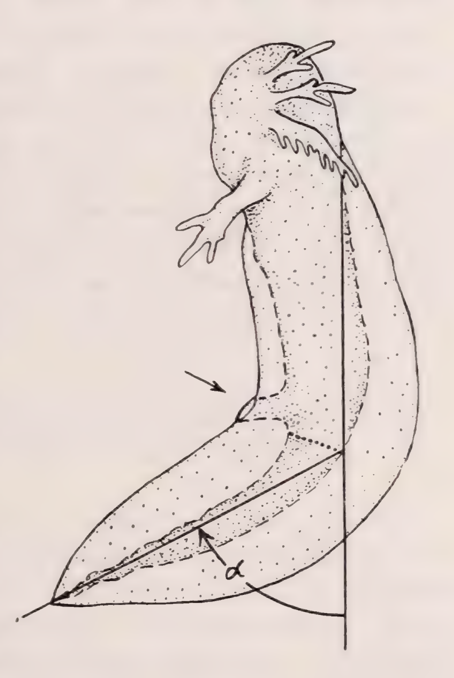


ABB. 2.
Kyphotisches Hinterstück in Seitenansicht. Bestimmung des Abbiegungswinkels α. Vergr. 12 ×.

Für die Hauptversuche verwendeten wir die Glaesner-Stadien 22—30 (GLAESNER 1925). Im Stadium 22 sind Augenblasen, Kiemen- und Vornierenwulst, sowie die Schwanzknospe erstmals deutlich abgesetzt, sodass eine orientierte Schnittführung möglich ist. Die schwimmfähige Larve des Stadiums 30 zeigt eine vollständig gestreckte Schwanzknospe mit Flossensaum, ausserdem gutentwickelte Haftfäden und Kiemen-

stummel (Abb. 15, S. 385). Einige Larven wurden in noch spätern Stadien (35—40) zerschnitten (S. 386).

Als Fixierungsstadium wählten wir überall das Glaesnerstadium 42. Es ist dies die Zeit, da normale Kontroll-larven mit dem Fressen beginnen würden. Bis zu diesem Zeitpunkt mussten demnach sowohl die Ganz-Larven (Operierte und Kontrollen), wie auch die Teilstücke ihren Energiebedarf völlig aus den embryonalen Dotterreserven bestreiten. Im Stad. 42 (Abb. 2, 12, 13, 15, 16*a*) steht die Vorderextremität auf der 3-Zehenstufe; die Anlage der 4. Zehe ist erst als Höckerchen erkennbar. Da sich an stark verkürzten Hinterstücken das erreichte Stadium nicht direkt ablesen lässt, wurde ihr Entwicklungsalter an Hand von gleichalten Kontroll-Larven bestimmt. Alle Larven wurden vor dem Fixieren mit dem Zeichenapparat in ca. 20-facher Vergrösserung gezeichnet. Die Skizzen der Seitenansichten dienten zur Gewinnung eines objektiven und vergleichbaren Masses für den Grad der ventralen Abbiegung. Dabei bestimmten wir einen Winkel α, der die Abweichung einer von der dorsalen Schwanzwurzel zur Schwanzspitze gezogenen Geraden von der Rückengeraden (Flossensaumansatz bis Schwanzwurzel) angibt. Die Abb. 2 demonstriert für einen konkreten Fall unser Vorgehen.

3. EXPERIMENTELLE ABGRENZUNG DER WIRKSAMEN KOPFZONE UND GRAD DER ABBIEGUNG

Wie die Abb. 3 *b-f* zeigen, führten wir die Trennungsschnitte zwischen Kopfstück und Hinterstück auf 5 verschiedenen Höhen durch. In einer ersten Serie (3 *b*) trennten wir lediglich den vorderen Teil des Kopfes ab. Der Schnitt führte durch die hintere Augenmitte, wobei der caudale Rand des Augenbechers noch am Hinterstück stehen blieb. Sämtliche Rumpfteile liessen annähernd gerade Schwänze auswachsen (Abb. 13). Der Winkel schwankt zwischen $-9°$ und $+10°$. Jeder Einzelfall ist durch einen Punkt markiert. Gegenüber den Kontrollen (Abb. 3 *a*) besteht kein wesentlicher Unterschied; die etwas grössere Streuung mag auf leichten und nachwirkenden Operationsschäden beruhen. Liegt der Schnitt entsprechend der Operationsskizze Abb. 3c in der Zone zwischen dem Auge und dem Vorderrand des Kiemenbuckels, so

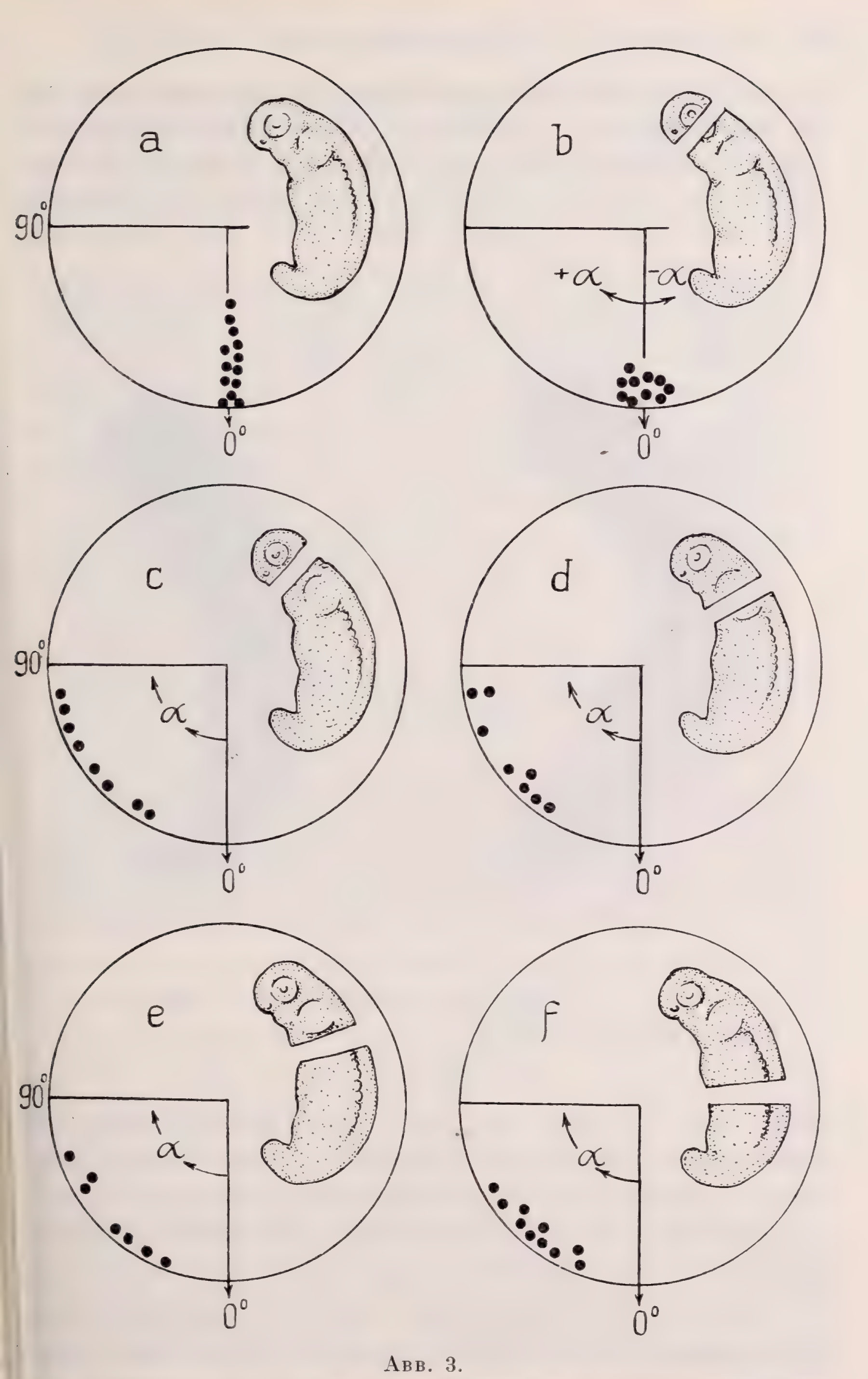


ABB. 3.

b-f: Darstellung der bis zum Fixierungsstadium 42 sich entwickelnden Abbiegungswinkel für die jeweils im Kreis angegebene Versuchsanordnung. *a*: Kontrollen.

tritt der Abbiegungseffekt ausnahmslos ein und variiert zwischen 28° und 80° (Abb. 3 *c*); konkrete Fälle aus dieser Serie mit 63° resp. 67° Abbiegung sind in den Abb. 2 und 4 *a* dargestellt. Die übrigen Serien mit Schnitten durch die Mitte des Kiemenbuckels (Abb. 3 *d* und 4 *b*), knapp hinter dem caudalen Rand der Kiemen-

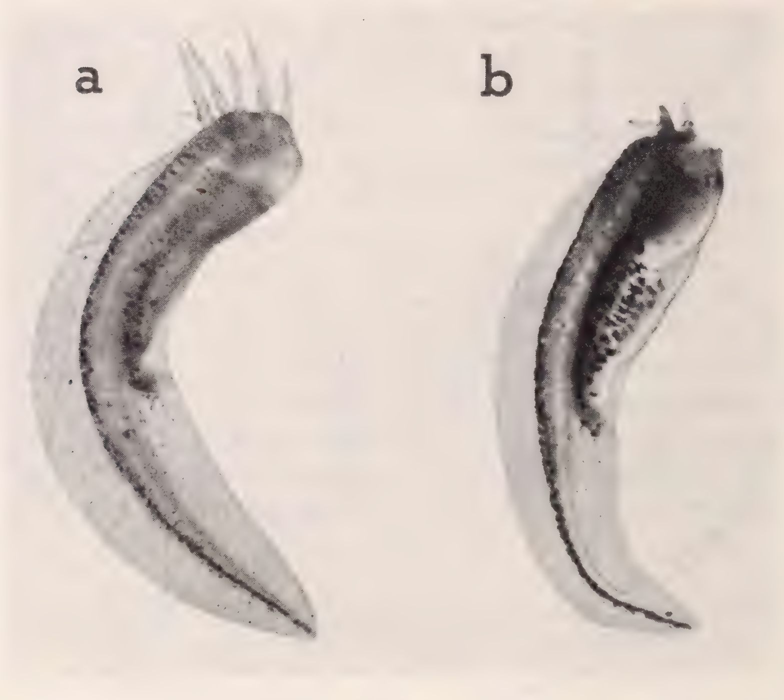


Abb. 4.
Kyphotische Hinterstücke:
a: aus Versuchsserie Abb. 3 *c*;
b: aus Versuchsserie Abb. 3 *d*.
Vergr. 11 ×.

region (Abb. 3 *e* und 1) oder durch die Körpermitte (Abb. 3 *f*) liefern ausnahmslos Larvenfragmente mit deutlich bis stark abgebogenen Hinterrumpf- und Schwanzstücken.

Die Experimente bestätigen zunächst die einleitend erwähnte Feststellung, dass die normale Gestaltung der Rumpf- und Schwanzzone von einem „Kopfeinfluss" abhängig ist. Sie zeigen andererseits, dass ein ansehnliches Stück des Vorderkopfes entfernt werden kann,

ohne dass der Abbiegungseffekt eintritt. Der formative Einfluss muss von einer Zone ausgehen, die in der mittlern bis hintern Kopfregion liegt. Wir werden die „Lokalisationsfrage“ in einem spätern Abschnitt (S. 382) eingehender diskutieren. Wird diese „kritische Zone“ erreicht, so tritt die Krümmung sofort in voller Stärke auf; dies wird deutlich aus dem Uebergang vom Experiment 3 *b* zu 3 *c*. Ueberdies zeigt ein Vergleich der Serien 3 *c* bis 3 *f*, dass ein „Alles-oder-Nichts-effekt“ vorliegt. Mit zunehmender Grösse des entfernten Vorderstückes nimmt der Grad der Krümmung keineswegs zu. Die Abbiegungswinkel sind im Experiment *c* und *d* sogar eher grösser als bei *e* und *f*, wo mit dem Kopf auch grössere Rumpfteile entfernt wurden. Wir können aber diesen Unterschieden keine Bedeutung zuerkennen, da das ungenügend homogene Material zu einer statistischen Sicherung nicht ausreicht.

4. PARTIELLE UNTERBRECHUNG DER KOPF-RUMPF-VERBINDUNG

Nachdem die Dekapitierungsexperimente gezeigt hatten, dass die Abtrennung der mittlern Kopfregion den charakteristischen Kyphose-Effekt bewirkt, musste nun genauer untersucht werden, welche Kopforgane das Ausstrecken der Rumpf-Schwanzregion beeinflussen und auf welchem Wege der Kopfeinfluss nach hinten geleitet wird. Von der Operation wird vor allem die Integrität des Zentralnervensystems betroffen; der Eingriff wird erst wirksam, wenn ein beträchtliches Stück des Gehirns fehlt. In der kritischen Schnittzone liegt aber auch die Chordaspitze. Da bekannt ist, dass embryonal gesetzte Chordadefekte (Hörstadius 1944) zu Störungen in der Larvengestalt führen, musste auch das Fehlen des cranialsten Teiles der Chorda in Betracht gezogen werden. Als mutmasslicher Leitungsweg für den Kopfeinfluss kamen demnach Rückenmark und Rumpfchorda in Frage. Während beim Rückenmark eine Wirkung der auswachsenden Längsnervenbahnen in Betracht kommt, wäre das sich vakuolisierende Zellsystem der Chorda für eine humorale Leitung eines „Kopfstoffes“ geeignet.

Um zwischen diesen beiden Möglichkeiten entscheiden zu

können, wurde in der einen Versuchsserie ein Stück Rückenmark, in der andern ein Stück Chorda entfernt. Die Operation führte ich, ähnlich wie für die beschriebenen Dekapitierungen, wiederum an den Glaesner-Stadien 25—30 aus.

a) Exstirpation eines Teilstückes aus dem vordern Rückenmark.

Die Operationsskizze Abb. 5 *a* zeigt, wie ein Stück des Medullarrohrs herausgehoben wird. Die Chorda bleibt vollständig erhalten.

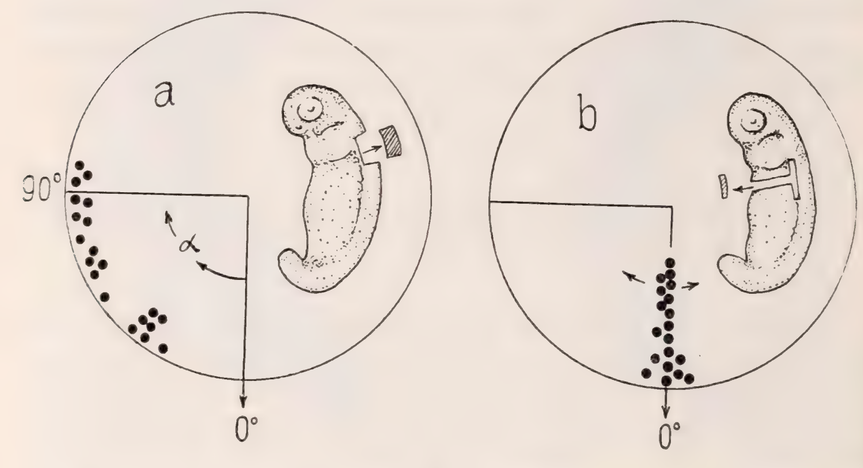


Abb. 5.

a: Abbiegungseffekt nach Entfernung eines Neuralrohrteiles.
b: keine Kyphose nach partieller Chordaexstirpation.

Es konnten total 20 derartig operierte Keime bis zum Larvenstadium 42 aufgezogen werden. Aus Abb. 5 *a* ist ersichtlich, dass die Abbiegung ausnahmslos eintritt. Der Winkel schwankt zwischen 26° und 98°. Die Abb. 6 *a* und *b* zeigt charakteristische Larven im Fixierungsstadium, bei denen relativ kleine Sektoren des Medullarrohres exstirpiert wurden.

Aus den Schnittuntersuchungen geht hervor, dass dort, wo ein klarer Abbiegungseffekt festgestellt wurde, der Neuralkontakt zwischen Gehirn und Rumpfrückenmark in den meisten Fällen

völlig unterbrochen wurde. So ist aus der Abb. 7 ersichtlich, dass Kopf und Rumpf nur noch durch Haut, ein wenig Muskulatur, Chorda und Entodermsystem zusammenhängen. In einigen Fällen mit klaren Abbiegungseffekten, bei denen offenbar ein zu kleines Stück entfernt worden war, schlossen die Neuralstümpfe wieder zusammen. Doch blieb die Struktur des Rückenmarkes in der Operationszone gestört (Abb. 8). Demnach genügt also nicht jeder beliebige Neuralkontakt. Für die Entstehung eines gestreckten Schwanzes ist offensichtlich eine weitgehende normale Hirn-Rükkenmarksverbindung unentbehrlich.



Abb. 6.
a und *b*: Kyphose nach Exstirpation eines Neuralrohrsektors aus der Kiemenregion. Vergr. 11 ×.



ABB. 7.
Querschnitt durch eine kyphotische Larve mit Neuralrohrdefekt. Chorda völlig intakt. Ablösung der Haut durch Oedembildung. Vergr. 100×.

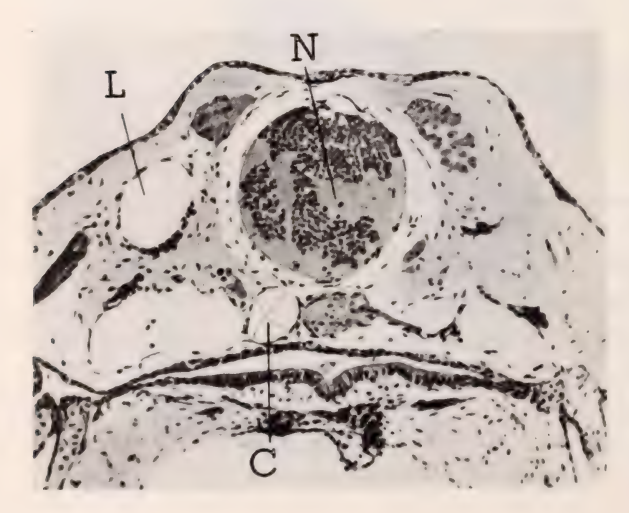


ABB. 8.
Querschnitt durch kyphotische Larve.
N = Neuralrohr mit gestörter Verteilung von Ganglienkernschicht und Nervenfasermantel.
L = caudales Ende des Labyrinths.
C = Chorda.
Vergr. 75×.

Für das Einsetzen einer regenerativen Ueberbrückung der Operationslücke liefern meine Experimente keine genaueren Anhaltspunkte. Dagegen wurden einzelne Fälle festgestellt, bei denen die Lücke durch zwei parallel verlaufende Nervenstränge überbrückt wurde (Abb. 9). Es handelt sich wohl hier um die nach caudal ausgewachsenen Fasciculi longitudinales mediales. Die betreffende Larve weist eine unverminderte Krümmung auf. Es könnte scheinen, als ob diese absteigenden Bahnen für die Gestaltung des Hinterendes bedeutungslos wären, doch wissen wir nicht, ob hier — als Folge der Operation — ein verspätetes Auswachsen erfolgte und ob die Stränge nur deshalb nicht wirken konnten.

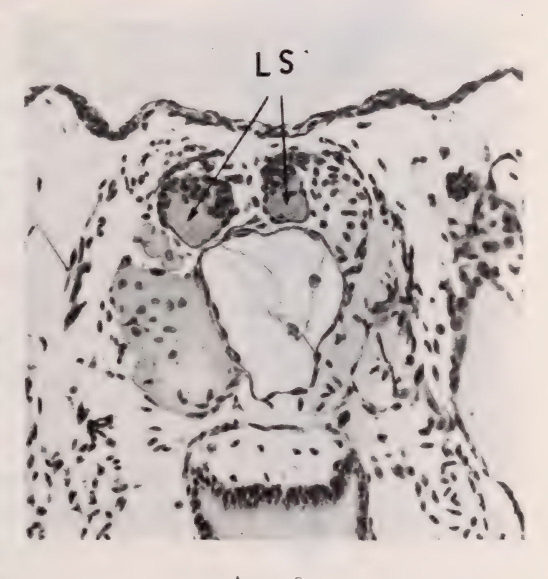


Abb. 9.
Ueberbrückung der Neurallücke durch zwei absteigende Längsstränge (LS). Kyphose nicht aufgehoben. Vergr. 130×.

b) Exstirpation eines Teilstückes der vorderen Chorda.

Da bei dieser Operation das Neuralrohr nicht verletzt werden durfte, wurde zunächst ein Ventralschnitt bis auf die Höhe der Chorda geführt: Operationsskizze Abb. 5 *b*. Darauf konnten die Embryonen durch je einen Druck auf Kopf und Schwanzknospe nach dorsal abgebogen werden. So wird die Chorda stark gespannt, und es ist relativ einfach, mit zwei sehr feinen gegeneinanderarbeitenden Metallnadeln ein kleines Stück der Chorda herauszuschneiden.

Nach der Exstirpation werden die ventralen Schnittflächen wieder aneinandergepresst. Sie verheilen nach kurzer Zeit, so dass von der Operation nichts mehr zu sehen ist. Spätere Schnittunter-

suchungen konnten erweisen, in welchem Ausmasse die Operation gelungen war.

Aus Abb. 5 *b* ersehen wir, dass die Chordaexstirpation in keinem einzigen Falle zur kyphotischen Verbiegung der Rumpf- oder Schwanzzone führte.

Abb. 10 zeigt eine Larve, die infolge Verlust der Chordastütze im Operationsbereich abgeknickt ist. Aus dem Schnittbild Abb. 11 ist ersichtlich, dass das Neuralrohr vollständig erhalten blieb, während der Chordakontakt völlig unterbrochen wurde. In diesem Falle entfernten wir auch das gesamte Dottersystem. In Abb. 12 ist ein Fall dargestellt, der sich äusserlich kaum vom Normalen unterscheidet. Doch ist auch hier wie in allen



Abb. 10.
Gerader Rumpf-Schwanz nach Chorda-Exstirpation. Vergr. 10 ×.



Abb. 11.
Querschnitt durch die Larve der Abb. 10. Chorda fehlt in Operationsregion ! Vergr. 67 ×.

übrigen in Abb. 5 *b* vertretenen Larven die Exstirpation eines kleinen Chordastückes gelungen.

Wir schliessen aus der vorliegenden Versuchsserie, dass der lokale Chordadefekt, insofern er im Hinterkopf oder Vorderrumpf gesetzt wird, keinen Einfluss auf die Gestaltung der weiter caudal liegenden Rumpf- und Schwanzbereiche ausübt. Also ist im Gegensatz zum Neuralrohr für die Gestaltung der caudaleren Regionen die Integrität des Chordastranges bedeutungslos.



ABB. 12.
Normale Entwicklung bei kurzem Chordadefekt in Kiemenregion. Vergr. 12×.

Nun hat HÖRSTADIUS (1944) neuerdings auf die grosse Bedeutung der Chorda für die Streckung der Rumpfregion hingewiesen. Nach Exstirpation von grösseren Chordastücken trat eine starke Verkürzung und Verkrüppelung des Rumpfes ein. Seine Ergebnisse stimmen überein mit den Befunden von LEHMANN und RIS (1938) an partiell chordalosen Larven, wie sie nach Lithiumbehandlung früher Embryonalstadien entstehen. Wenn in meinen Experimenten keine entsprechenden Rumpfabnormitäten entstehen, wird dies darauf beruhen, dass nur kleine Chordadefekte gesetzt wurden. Uebrigens zeigen die von LEHMANN und RIS, wie auch die von HÖRSTADIUS beschriebenen Larven, dass die Wirkung des Chordaausfalles örtlich auf die Defektzone selbst beschränkt bleibt. So wird z. B. die Schwanzstreckung durch einen grossen Rumpfdefekt nicht verhindert. Somit bestehen keine prinzipiellen Unstimmigkeiten zum Ergebnis meiner Versuche.

Auf die Frage nach dem Einfluss von Chordadefekten auf das Ausmass des Wachstums in den caudaleren Regionen werden wir später (S. 392) zurückkommen.

5. ZUR LOKALISATION DES MASSGEBENDEN GEHIRNZENTRUMS

Durch genau lokalisierte Dekapitierungsschnitte kann diejenige Gehirnregion bestimmt werden, die für eine normale Wachstumsstreckung der Rumpf-Schwanzregion unentbehrlich ist. Auf

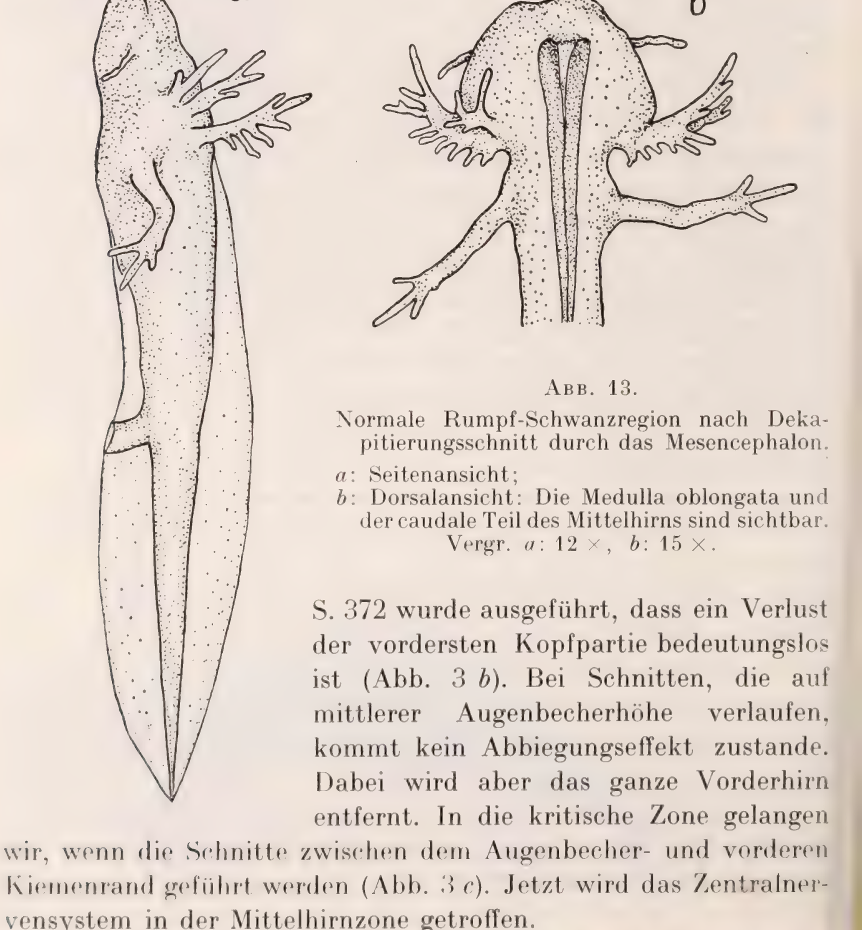


ABB. 13.

Normale Rumpf-Schwanzregion nach Dekapitierungsschnitt durch das Mesencephalon.

a: Seitenansicht;
b: Dorsalansicht: Die Medulla oblongata und der caudale Teil des Mittelhirns sind sichtbar. Vergr. *a*: 12 ×, *b*: 15 ×.

S. 372 wurde ausgeführt, dass ein Verlust der vordersten Kopfpartie bedeutungslos ist (Abb. 3 *b*). Bei Schnitten, die auf mittlerer Augenbecherhöhe verlaufen, kommt kein Abbiegungseffekt zustande. Dabei wird aber das ganze Vorderhirn entfernt. In die kritische Zone gelangen wir, wenn die Schnitte zwischen dem Augenbecher- und vorderen Kiemenrand geführt werden (Abb. 3 *c*). Jetzt wird das Zentralnervensystem in der Mittelhirnzone getroffen.

Auf Grund der vorliegenden Experimente, gelang es noch nicht, das massgebende Gehirnzentrum genau zu bestimmen. Wir können

lediglich die vordern und hintern Grenzen jener Gehirnzone angeben, die das gesuchte Zentrum in sich schliessen muss.

Die Abb. 13 *a* und *b* zeigen eine noch „gerade" Larve im Fixierungsstadium. Aus der Schnittuntersuchung geht hervor, dass hier nicht nur Telen- und Diencephalon fehlen, sondern es wurde auch der cranialste Teil des Mesencephalons entfernt. Der

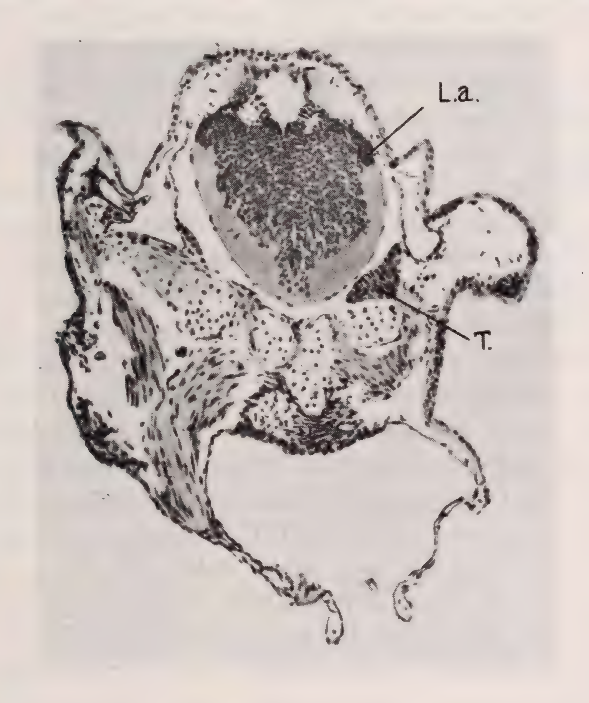


Abb. 14.

Schnitt durch die caudale Mittelhirnregion bei der nicht kyphotischen Larve der Abb. 13. L a = Lobus auricularis T = Trigeminusganglion. Vergr. 75 ×.

Schnitt unserer Abb. 14 liegt hart am Vorderende des stehen gebliebenen Gehirnstumpfes. Wir finden hier die Mittelhirnregion auf der Höhe des Lobus auricularis und des Trigeminus-Ganglions getroffen. Da der Abbiegungseffekt nicht eintrat, muss das gesuchte Zentrum caudal der abgebildeten Region liegen.

Für die Bestimmung der Grenze sind sodann jene Fälle massgebend, die bei zunehmender Caudalverschiebung des Dekapitierungsschnittes erstmals zum Kyphoseeffekt führen. Die Larven der Abb. 2 und 15 wurden auf mittlerer Höhe der Medulla oblongata

geschnitten. Da die Abbiegung in voller Stärke auftrat, muss das Zentrum cranialer liegen.

Da im Vorderteil der Medulla die Mauthner'schen Riesenzellen liegen, deren absteigende Fasern in das Rumpf-Schwanz-Mark auswachsen, wäre es vor allem wichtig zu wissen, ob ihre Trennung vom Rumpfteil für den Kyphoseeffekt verantwortlich ist. Nun fand ich bei 4 Larven, die eine typische Krümmung ausbildeten, die Mauthnerzellen im vordersten Teil des Neuralrohrstumpfes. Daraus wäre zu schliessen, dass ihre Anwesenheit noch keineswegs das Gerade-Wachsen sichert und dass das massgebende Zentrum vor der Mauthnerregion der Medulla läge. Da aber in diesen Fällen die Mauthnerzellen hart an der Schnittfläche liegen und dort die Medulla stark missformt erscheint, ist mit der Möglichkeit zu rechnen, dass die Verbindung der Mauthner-Ganglienzellen mit dem Rumpf doch so gestört sein könnte, dass der formative Einfluss der absteigenden Fasern ausbliebe. Ausserdem muss berücksichtigt werden, dass craniale Dendriten der Mauthnerzellen die Verbindung mit höheren Zentren (Bartelmez 1915) aufnehmen. Durch die Dekapitierung würden diese Beziehungen unterbrochen und dies könnte zu einem Funktionsausfall bei den noch am Rumpf stehenden Mauthnerzellen führen. Bevor eine grössere Anzahl genau lokalisierter Dekapitierungsschnitte in der kritischen Zone geprüft sind, kann daher die Frage nach der Bedeutung der Mauthner-Zellen nicht entschieden werden. Wir beschränken uns daher vorläufig auf die Feststellung, dass das für das Gerade-Wachsen massgebende Gehirnzentrum im Bereiche zwischen der vordern Medulla oblongata und der mittleren Mesencephalonregion zu suchen ist.

6. BIS ZU WELCHEM ENTWICKLUNGSSTADIUM LÄSST SICH DER KYPHOSEEFFEKT AUSLÖSEN ?

Tritonembryonen sind in frühen Stadien stark nach ventral abgebogen, sodass bis zum Stad. 24 die Schwanzknospe nach vorn gerichtet und dem Kopf genähert ist. Bis zum Stad. 27 streckt sich der Rumpf vollständig. Es bleibt aber die Schwanzknospe

noch ventral abgebogen; sie steht jetzt senkrecht zum Rumpf. Dann (Stad. 28-29) stellt sich auch die wachsende Schwanzknospe in die Längsrichtung des Rumpfes ein. In Stad. 30 ist die Larve völlig gestreckt.

Im Zusammenhang mit unserer Problemstellung musste geklärt werden, ob der beschriebene Kyphoseeffekt lediglich darauf beruht, dass die embryonale Abbiegung persistiert, dass also nach Dekapitierung die normale Wachstumsstreckung unterbleibt.

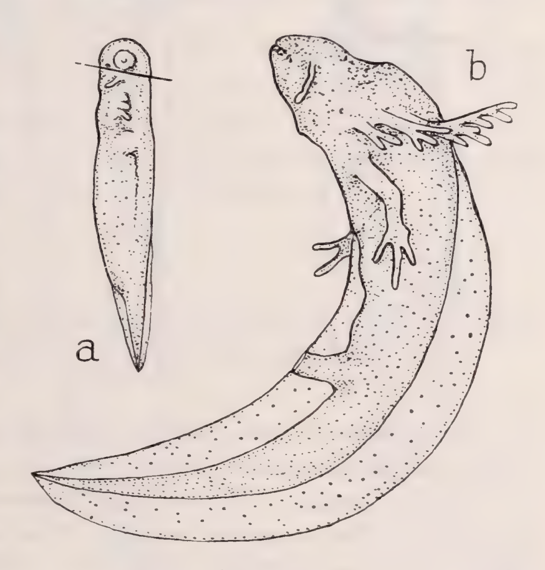


Abb. 15.
Spätes Operationsstadium (*a*) und Ausbildung einer typischen Kyphose (*b*). Vergr. 12 ×.

Späte Operationen, die an gestreckten Larven des Stad. 30 ausgeführt werden, können hier Aufschluss geben. Von 18 Fällen, bei denen die Verbindung Gehirn-Rumpfmark unterbrochen wurde, entwickelten alle eine starke Kyphose. Die Abb. 15 zeigt nebeneinander das Operationsstadium (*a*) und das Ergebnis im Fixierungsstadium (*b*). Wir schliessen aus diesen Befunden, dass die eintretende Kyphose sich unabhängig von normalen Embryonalkrümmungen ausbildet und bei weitentwickelten gestreckten Frühlarven noch eintreten kann.

Nach dieser Feststellung stellt sich die Frage, ob der Abbiegungseffekt auch durch Operation an beliebig älteren Stadien erzielt werden kann.

Eine Serie von 12 Larven wurde im Stadium 34—35 dekapitiert. Bei 4 Larven trat die Kyphose noch in charakteristischer Weise auf. Die andern blieben bis zum Fixierungsstadium 42 gerade. Mit dem Stadium 35 ist offenbar die kritische Grenze erreicht. Trotzdem zwischen der Operation und der Fixierung

(bei Zimmertemperatur) noch rund 10—11 Wachstums- und Differenzierungstage liegen, ist der Hauptteil der Rumpf-Schwanz-

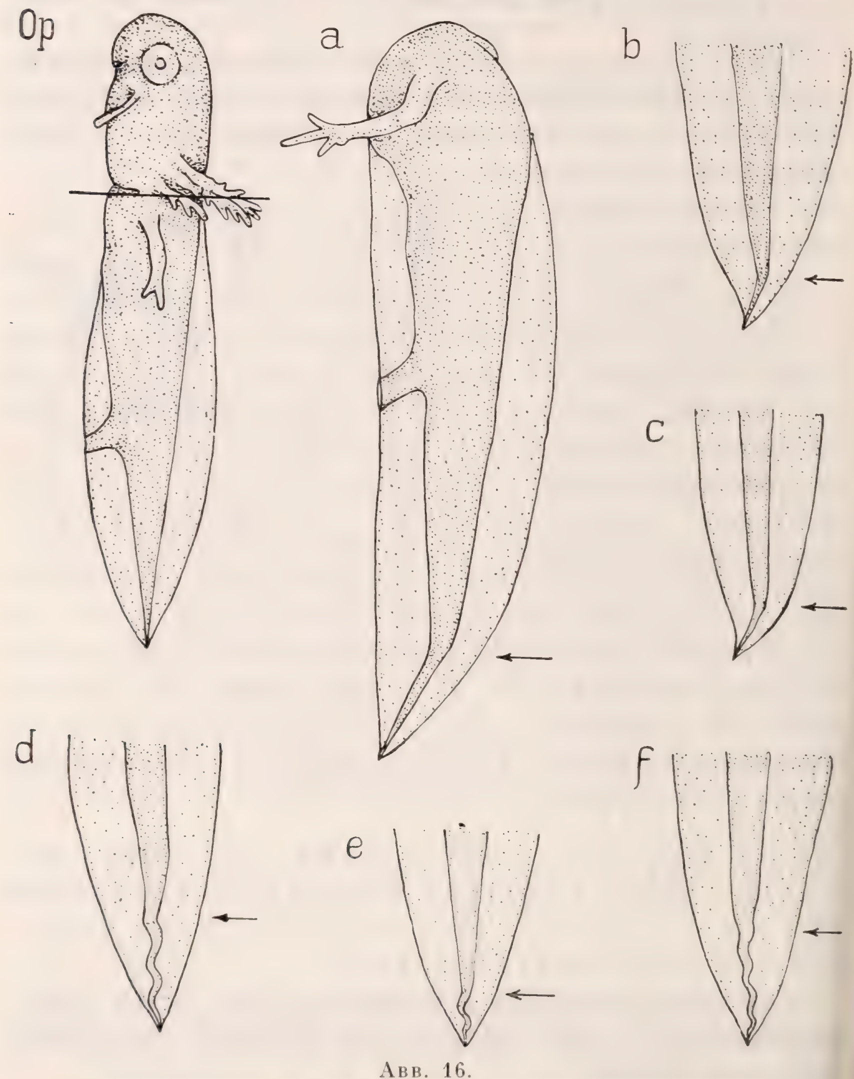


Abb. 16.

Operationsstadium (Op). Beschränkung der Biegungseffekte auf die Schwanzspitzen (*a-f*). Vergr. .

achse gerade gewachsen. Die Schwanzspitze allerdings wächst ähnlich wie bei einer nun zu besprechenden letzten Versuchsserie.

Werden Tritonlarven des Stadiums 40 dekapitiert, so bleibt,

wie nach den Erfahrungen der Operationen auf Stad. 35 zu erwarten ist, der Rumpf und vordere Schwanz völlig gerade! Von grossem Interesse ist dagegen das Verhalten der Schwanzspitze. In den 5—6 Tagen zwischen Operation und Fixierung wächst der Schwanz um ein beträchtliches Stück (vergl. Abb. 16 Op. und 16 *a*). Nun zeigt sich, dass die vortreibende Schwanzspitze entweder nach ventral abgewinkelt wird (Abb. 16 *a*, *b*, *c*) oder dann wellenartige Ausbiegungen zeigt (Abb. 16 *d*, *e*, *f*).

Wir stellen damit fest, dass die Dekapitierung bei fortgeschrittenen Larven nur noch im embryonalen Zuwachsmaterial der Schwanzspitze von Einfluss ist. Wir werden später (S. 396) auf die Bedeutung des Befundes zurückkommen.

7. VERGLEICH DER ORGANTOPOGRAPHIE BEI KYPHOTISCHEN UND NORMALEN LARVEN

Nicholas (1928) beschrieb kyphotische Krümmungen an Larven, bei denen embryonal aus der Kiemenregion ein Stück Neuralrohr herausgeschnitten und um 90° gedreht wurde. Er führte die Kyphose auf eine operativ bedingte Schwächung der dorsalen Stamm-Muskulatur zurück. Tatsächlich wurde bei seinen Experimenten ausser dem Rückenmark auch die dorsale Muskulatur mitbetroffen, d. h. zum Teil entfernt oder in ihrer Lage verändert. Da in unseren Dekapitierungen eine extreme Abbiegung auch dann schon zustandekommt, wenn lediglich der Vorderkopf abgeschnitten wird, kann die von Nicholas angenommene Erklärung nicht ohne weiteres zutreffen. Die Abbiegung setzt ja weit entfernt vom Orte der Operation, so z. B. auch im Schwanz ein (Abb. 15 *b*). Trotzdem wäre es möglich, dass die unmittelbare Ursache der Abnormität eine Verschiebung in der Massenentwicklung der Stammuskulatur wäre, wobei die Relation zwischen dorsalen und ventralen Myotomsektoren zu Gunsten der ventralen verändert wäre. Falls dies zuträfe, wäre damit gezeigt, dass ein durch das Neuralrohr nach caudal geleiteter Hirneinfluss von Bedeutung für die normale Massierung und Verteilung der sich entwickelnden Muskulatur wäre.

Diese Ueberlegungen führten dazu, die organtopographischen Verhältnisse kyphotischer Rumpf- und Schwanzteile zu untersuchen und mit entsprechenden Regionen aus normal gestreckten Larven zu vergleichen.

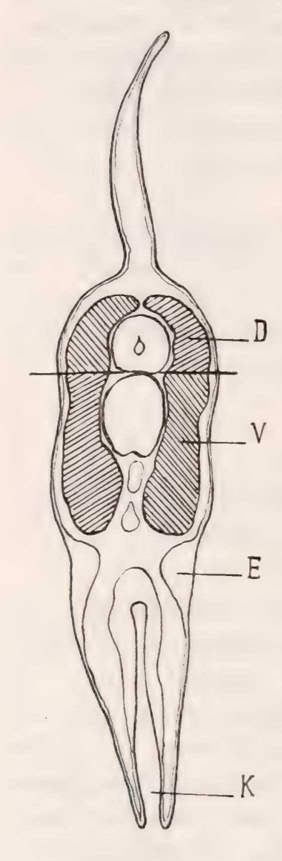


Abb. 17.
Querschnitt durch Kloakenregion (K). Veranschaulichung der Messtechnik zur Bestimmung des Verhältnisses zwischen dorsaler (D) und ventraler (V) Muskulatur. E = Hinterextremitätenplakode. Vergr. 70×.

Wir gingen so vor, dass Querschnitte durch die Region des Schwanzansatzes (auf der Höhe der Kloakenöffnung) studiert wurden. Dabei wählten wir die Schnittrichtung normal zur Krümmung, d. h. in Richtung des Krümmungsradius der betreffenden Stelle (Pfeil in Abb. 2, S. 371). Die Schnitte wurden mit dem Zeichenapparat aufgenommen. Mit einem Planimeter bestimmten wir die Querschnittsflächen der Muskulatur. Als Grenze zwischen einem dorsalen und ventralen Anteil wurde willkürlich eine Horizontalebene gewählt, die wie die Abb. 17 zeigt, auf der Höhe des dorsalen Chordarandes liegt. Sodann berechneten wir einen Quotienten aus ventraler: dorsaler Querschnittsfläche. Bei relativer Verstärkung der Ventralmuskulatur oder Schwächung der dorsalen Muskelzüge müsste der Wert grösser sein als die entsprechenden Zahlen aus Querschnitten nicht gekrümmter Larven. Dies scheint tatsächlich zuzutreffen. Für 10 kyphotische Larven fanden wir einen Mittelwert des Muskelindex von $2{,}60 \pm 0{,}12$ (Extremwerte: 2,09 bis 3,44). Für 14 nicht gekrümmte Larven (teils Kontrollen, teils Larven mit Chordadefekten) wurde ein Index von $2{,}22 \pm 0{,}06$ (Extremwerte: 1,83 bis 2,56) bestimmt.

Abgesehen davon, dass sich die individuellen Indices teilweise überschneiden und auch die Streuung sehr gross ist, berechtigen uns die festgestellten Unterschiede noch keineswegs, die Krümmung auf eine Veränderung der Relation zwischen dorsalen und ventralen

Längsmuskelzügen zurückzuführen. Wir haben zu berücksichtigen, dass auch bei völlig normaler Massierung der Muskulatur eine ventrale Einbiegung im Querschnittsbild zu einer Vergrösserung der ventralen und Verringerung der dorsalen Querschnittsflächen führen muss. Dieser Effekt wird eintreten, gleichgültig, ob es sich um eine sekundär erzwungene Abbiegung oder um eine aktive, durch Kontraktion der ventralen Fasern bedingte Formveränderung handelt.

Schliesslich ist zu bedenken, dass die Lage der willkürlich gewählten horizontalen Trennungsfläche, die sich auf die Stellung der Chorda bezieht, im abgebogenen Rumpf leicht dorsal verschoben sein könnte. Die relativ starre, axial liegende Chorda wird einer ihr aufgezwungenen Abbiegung einen stärkern Widerstand entgegensetzen, als die peripher gelegene Muskulatur. Es ist daher damit zu rechnen, dass die Chorda allmählich passiv nach dorsal ausweichen könnte. Dadurch würde bei unserer Messtechnik der ventrale Muskelanteil bei den krummen Larven gegenüber den Verhältnissen bei gestreckten Larven begünstigt.

Da es auf Grund des vorliegenden Materials nicht möglich ist, den Einfluss der diskutierten Nebeneffekte zu beurteilen, muss es zweifelhaft bleiben, ob überhaupt ein fassbarer Unterschied in der Massenentwicklung der Muskulatur zwischen kyphotischen und normalen Larven besteht. Jedenfalls könnte es sich nur um kleine Differenzen handeln, zu deren Nachweis ein sehr grosses und einheitliches Versuchsmaterial notwendig wäre. Der mögliche Einfluss eines veränderten Muskeltonus wird auf S. 394 diskutiert. Für Neuralrohr, Chorda und Flossensaum sind zwischen kyphotischen und gestreckten Larven keine Unterschiede festzustellen.

8. EINFLUSS DER VERSCHIEDENEN OPERATIONEN AUF DAS WACHSTUM DER SCHWANZKNOSPE

Vor allem interessiert uns die Frage, ob ein Wachstumsunterschied besteht zwischen gestreckten und kyphotischen Körperabschnitten. Da der Rumpf zum Teil von der Operation mit erfasst

wurde, werden wir im Folgenden lediglich die Grösse des Schwanzes betrachten. Alle angegebenen Masse beziehen sich auf die Länge,

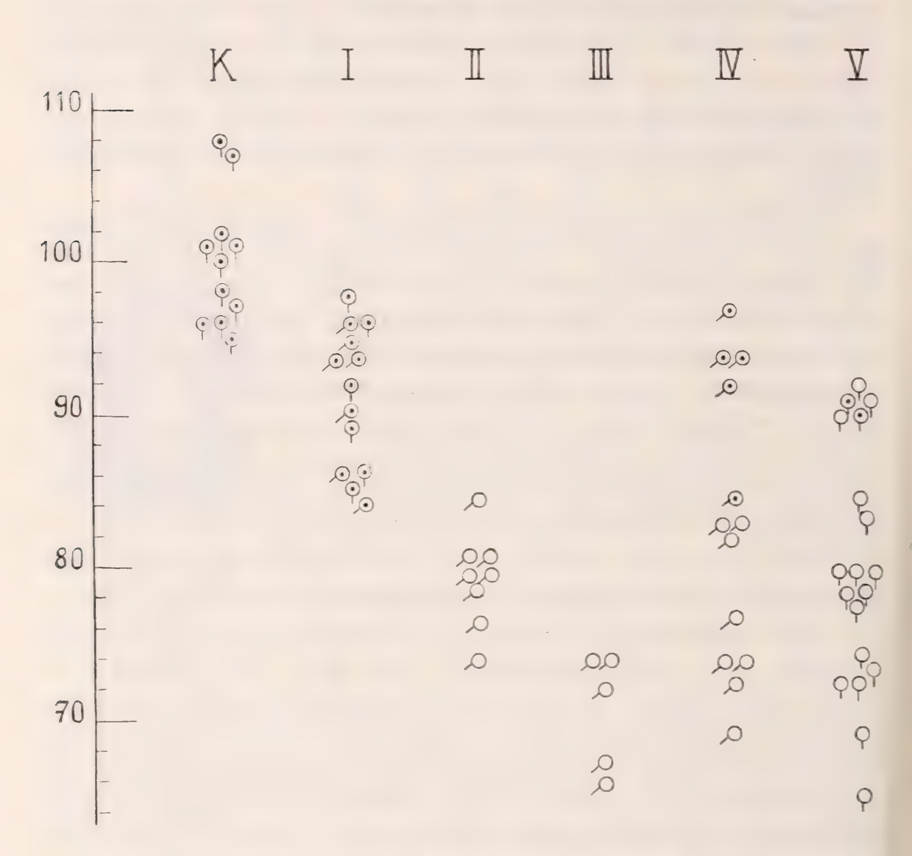


Abb. 18.

Relative Schwanzlängen bezogen auf Kontrollen (K) = 100 (Masstab links)
I. Dekapitationsschnitt liegt vor dem ventralen Kiemenrand.
II. Schnitt zwischen vorderem und hinterem Kiemenrand.
III. Schnitt durch Körpermitte.
IV. Neuralrohrexstirpation.
V. Chordaexstirpation.
Leere Kreise: Schwanz ohne Blutzirkulation. Kreis mit Punkt: mit Blutzirkulation. Strich senkrecht nach unten: gerader Rumpf-Schwanz. Strich schräg nach links unten: Kyphoseeffekt.

gemessen vom Schwanzansatz (senkrecht über dem hintern Kloakenrand) bis zur Schwanzspitze. Gemessen wurde stets im Stadium 42. Wir setzen den Mittelwert von 10 normalen Kontroll-Larven gleich 100 und beziehen alle Einzelwerte auf diese Zahl. Die

Abb. 18 vereinigt sämtliche Masse aus den verschiedenen Versuchsserien mit denen der Kontrollen.

Wir stellen zunächst fest, dass das Schwanzwachstum durch die verschiedensten Operationen beeinträchtigt wird. Die mittlere Grösse der Kontroll-Larven (K) wird nirgends erreicht. Einzig einige Plusvarianten aus Serie I (Dekapitierungsschnitt vor dem rostralen Kiemenrand) erreichen die Grösse von Minus-Varianten aus der Kontrollserie. Bei der Mehrzahl aller Operierten ist die Schwanzlänge bedeutend reduziert. Welche Faktoren sind im Einzelnen für die Wachstums- resp. Entwicklungshemmung verantwortlich ?

a) Ausfall der Blutzirkulation.

Wird bei einer Dekapitierung hinter dem rostralen Rand des Kiemenfeldes durchschnitten, so unterbleibt im Hinterstück die Blutzirkulation oder wird, falls erst nach erfolgter Ausbildung der Blutbewegung operiert wurde, definitiv unterbrochen. Weiter kopfwärts gelegene Schnitte beeinträchtigen das Zirkulationssystem nicht. Ein Vergleich der Schwanzlängen für die beiden Versuchsserien I und II zeigt einen starken Grössenunterschied. Es ist anzunehmen, dass die zirkulationslose Serie II mindestens zum Teil deshalb kleiner ist als Serie I, weil die nutritive oder respiratorische Funktion des Blutes ausblieb. Dass Defekte im Zirkulationssystem starke Hemmungen des embryonalen Wachstums bewirken können, zeigten meine Untersuchungen über die Entwicklung der Augenbecher in abgetrennten Vorderstücken (Hadorn 1945). Eine weitere Bestätigung findet diese Auffassung durch jene Fälle aus den Versuchsserien IV und V, bei denen die Operation (Chorda- oder Neuralexstirpation) zu keiner bleibenden Störung im Zirkulationssystem führte. Die blutführenden Schwänze sind fast ausnahmslos länger als die nicht durchbluteten innerhalb sich entsprechenden Experimentalserien.

b) Einfluss der Rumpfregion

Die Minderleistung im Schwanzwachstum kann aber nicht einzig auf dem Ausfall der Blutversorgung beruhen. Dies ergibt

sich aus einem Vergleich der beiden „blutleeren" Serien II und III. Je grösser das entfernte Vorderstück, umso geringer das Schwanzwachstum. Diese Feststellung stimmt überein mit der bekannten Beobachtung der Gewebezüchtung, wonach die Wachstums- und Entwicklungsrate häufig sich als Funktion der Gesamtgrösse eines Explantates ändert. Wenn man überdies mit ARON (1929) annimmt, dass vom Neuralrohr des Hinterkopfes und Rumpfes ein das Schwanzwachstum fördernder Einfluss ausgeht, findet die Wachstums-Behinderung der verkürzten Hinterstücke eine weitere Erklärung.

c) Einfluss der Operationswunde.

Nach erfolgter Dekapitierung und vor allem bei den Chorda- und Neuralrohr-Exstirpationen werden grössere Areale nicht-oberflächlicher Zellen und Zellflächen blossgelegt und den Einflüssen der Kulturflüssigkeit (Holtfreter-Lösung) ausgesetzt. Nach den Erfahrungen HOLTFRETERS (1945) kann dadurch eine gewisse Schädigung einzelner Zellkomplexe erfolgen. Eine nachwirkende Beeinträchtigung des Schwanzwachstums wäre auch in unsern Experimenten möglich, und wir würden verstehen, warum auch bei einer im Vorderrumpf erfolgten Neural- oder Chorda-exstirpation (Serie IV und V) eine Entwicklungshemmung eintreten kann, die häufig ebenso stark wirkt, wie nach vollständigem Durchschneiden der „Körpermitte" (Serie III).

Ob im Speziellen ein im Vorderrumpf gesetzter kurzer Chordadefekt eine hemmende Wirkung auf die Länge des auswachsenden Larvenschwanzes ausübt, lässt sich auf Grund der zur Verfügung stehenden Experimente nicht entscheiden. Da aber „kurze Schwänze" auch nach Neuralexstirpation auftreten, ergeben sich für einen spezifischen Chorda-Einfluss keine sicheren Anhaltspunkte.

Aus unserer Zusammenstellung (Abb. 18) geht schliesslich noch die wichtige Feststellung hervor, dass der Kyphoseeffekt mit einer Wachstums- oder Entwicklungshemmung nichts zu tun hat. Gestreckte und abgebogene Schwänze sind annähernd gleichmässig über alle Grössenklassen verteilt. Ein kyphotischer Körper entwickelt sich und

wächst mit gleicher Rate wie ein unter entsprechenden Zucht- und Versuchsbedingungen stehender „gerader" Embryonal- und Larvenkörper.

9. BESPRECHUNG UND ZUSAMMENFASSUNG

Unsere Experimente nahmen ihren Ausgang von einer Zufallsbeobachtung. Wir verfolgten „nebenbei" die Entwicklung dekapitierter Hinterstücke und stellten den Abbiegungseffekt fest. Nun haben zweifellos zahlreiche Entwicklungsphysiologen nach verschiedenartigsten experimentellen Eingriffen kyphotische Larven beobachtet. So viel mir bekannt ist, wurde aber das Phänomen nie einer eingehenderen Untersuchung unterworfen. Zwar haben sowohl Wiemann (1922), wie auch Nicholas (1929) und Detwiler (1923, 1946 *a*) ausdrücklich auf die Erscheinung hingewiesen. Da ihre Versuchsanordnungen auf anderweitige Ziele ausgerichtet waren, unterblieb eine eingehendere Analyse.

Wir stellten zunächst fest, dass es sich bei der Abbiegung um einen Alles- oder Nichts-Effekt handelt (S. 375). Dieser Befund war zu erwarten, sobald wir wussten, dass die Kyphose dann entsteht, wenn die Verbindung, zwischen einem Hirnzentrum und dem Rückenmark unterbrochen wird. Der Ort der Unterbrechung ist dabei bedeutungslos. Es gelang uns nicht, auf Grund des gegenwärtig vorliegenden Materials den massgebenden Hirnteil genau zu bestimmen. Wir mussten uns darauf beschränken, die rostralen und caudalen Grenzen anzugeben (S. 384). In Frage kommen lediglich Zentren, die im vordern Teil der Medulla oblongata, im Cerebellum oder im Mesencephalon liegen können. Mit einer grösseren Zahl genau lokalisierter Dekapitierungsschnitte wäre diese Region weiter einzuschränken. Dabei müsste berücksichtigt werden, dass an der Wundfläche das angeschnittene Gehirn mehr oder weniger missbildet wird, sodass die Funktion eines noch am Rumpfteil stehenden Bezirkes beeinträchtigt sein könnte. Aus diesem Grunde war es uns nicht möglich, zur Frage nach der Bedeutung der am Hinterrand des kritischen Areals lokalisierten Mauthner'schen Riesenzellen abschliessend Stellung zu nehmen (S. 384).

Dass der Hirneinfluss durch das Rückenmark abgeleitet wird ist experimentell bewiesen. In welchen absteigenden Bahnen dies geschieht, kann nicht gesagt werden. In Frage kommen neben dem Fasciculus longitudinalis medialis vor allem der Tractus tecto-spinalis und der Tractus tecto-bulbaris, da nach HERRICK (1914, 1939) beide mit den massgebenden Hirnregionen in Verbindung stehen.

Als unmittelbare Ursache der kyphotischen Abbiegung hat NICHOLAS (1929) eine operativ bedingte Schwächung der dorsalen Längsmuskelstränge verantwortlich gemacht. Es wurde auf S. 387 gezeigt, dass diese Deutung nicht zutreffen kann. Eine Abbiegung im Hinterrumpf und Schwanz tritt ja auch dann ein, wenn nur der Vorderkopf entfernt wird. In diesem Falle bleibt die gesamte Längsmuskulatur von der Operation unberührt. Nun wäre es aber möglich, dass durch irgend einen unbekannten formativen Einfluss des Nervensystems die Massenentwicklung der Stamm-Muskulatur reguliert würde. Dann könnte nach einem gesetzten Gehirndefekt eine Verschiebung zugunsten der ventralen Anteile zustande kommen. Wir sind dieser Frage nachgegangen, haben aber, wie auf S. 389 ausgeführt wurde, keinen Befund erheben können, der diese Interpretation stützen würde. Zwischen entsprechenden Teilen aus abgebogenen und gestreckten Larven gibt es kaum einen morphologisch fassbaren Unterschied.

Dagegen ist als wahrscheinlichste unmittelbare Ursache der Abbiegung eine abnorme Verstärkung des Tonus der ventralen Längsmuskelzüge anzusehen. Die Störung müsste dabei als Folge der Ausschaltung eines regulierenden Gehirnzentrums auftreten. Solche Zentren befinden sich im Mesencephalon und in der Medulla oblongata der Wirbeltiere. Nicht geklärt scheint dabei nach BECCARI (1907) und BARTELMEZ (1915), ob auch das im Fasciculus longitudinalis medialis verlaufende Axon der Mauthner-Zelle tonusregulierend eingreift. Die von uns für das Geradewachsen unentbehrliche Hirnzone würde jedenfalls die massgebenden Tonuszentren einschliessen.

Nach dieser Deutung wäre es naheliegend, den Kyphoseeffekt als eine Form von Enthirnungsstarre (Decerebrate rigidity) aufzufassen. Nach SHERRINGTON (1906) tritt diese auf nach Ausschaltung bestimmter Mittelhirnregionen. Dadurch werden tiefer stehende Tonus-Zentren der Medulla oblongata „enthemmt",

und es kommt zu einer Dauer-Verstärkung des Tonus in gewissen Muskelgruppen (Strecker) des Rumpfes und der Extremitäten.

Der Kyphose-Effekt gleicht einer Enthirnungsstarre insofern, als er nach Ausschaltung der gleichen „Grossregionen" des Hirnstammes auftritt. Ausserdem liessen sich beide Phänomene auf Störungen des Kontraktionszustandes einzelner Muskelgruppen zurückführen.

Es bestehen aber andererseits wesentliche Unterschiede zwischen Enthirnungsstarre und Kyphose-Effekt: D i e v o n u n s b e o b a c h t e t e A b b i e g u n g e n t w i c k e l t s i c h a l l m ä h l i c h u n d g l e i c h z e i t i g m i t e i n e m e m b r y o n a l e W a c h s t u m s- u n d D i f f e r e n z i e r u n g s p r o z e s s . Sie tritt nicht, wie die Enthirnungsstarre, unmittelbar nach der Operation auf und lässt sich nicht auf beliebig alten Stadien hervorrufen (S. 387). Zudem kann der Kyphose-Effekt nicht auf einer Enthemmung eines Nachhirn-Zentrums beruhen, da er auch einsetzt, wenn die gesamte Kopf- und Vorderrumpfregion entfernt wird. Die Enthemmung müsste dann von irgendwelchen Rückenmarksregionen ausgehen.

Die Ventralmuskulatur ist scheinbar nur so lange beeinflussbar, als sie noch in einer plastischen Differenzierungsphase steht. Bei Spätoperationen ist dies, wie auf S. 386 ausgeführt wurde, nur noch in der Schwanzspitze möglich. Wir wissen allerdings nicht, ob bei einer Weiterzucht über das Fixierungsstad. 42 hinaus doch noch eine nachträgliche Abbiegung im Rumpf und vordern Schwanz zustande käme. Jedenfalls handelt es sich nicht um einen kurzfristig einsetzenden Effekt, wie er bei einer klassischen Enthirnungsstarre eintritt. Ergänzend sei noch bemerkt, dass die kyphotischen Hinterstücke (vom Typus der Abb. 1 S. 370) nach taktiler Stimulation in der Zuchtschale herumschwimmen; sie zeigen dabei keine „Muskelstarre", sondern verhalten sich ähnlich wie die von DETWILER (1946 *b*) beschriebenen mittelhirnlosen Larven.

Die zeitliche Koppelung des sich ausbildenden Kyphosephänomens mit einem Entwicklungsprozess legt zunächst f o l g e n d e h y p o t h e t i s c h e D e u t u n g n a h e : Für den Kontraktionszustand der sich differenzierenden Muskulatur des frühen Larvenstadiums sind absteigende Hirnbahnen des Rückenmarkes massgebend. Die Muskulatur als Reaktionssystem ist nur während einer zeitlich beschränkten sensiblen Entwicklungsphase beein-

flussbar. Wird die nervöse Verbindung mit dem Gehirn nach Ablauf dieser Phase unterbrochen, so kann die Abbiegung nicht mehr eintreten. Die auf die Schwanzspitze beschränkten Verbiegungen bei spät operierten Larven werden verständlich unter der Annahme, dass die den Kontraktionszustand bestimmenden Hirnstränge die caudalsten Regionen noch nicht erreicht haben. Eine Unterbrechung der Gehirnverbindung wird das weitere caudale Auswachsen der Hirnbahnen verhindern. Die noch weiter sprossenden Schwanzsegmente kommen deshalb nicht mehr unter den regulierenden Einfluss der Längsbahnen und entwickeln aus diesem Grunde den Kyphoseeffekt.

Unsere Deutung wird durch neueste Feststellungen von Detwiler (1946 *a*, *b*) gestützt. Er studierte die Motorik im Rumpf- und Schwanzbereich bei Larven, denen embryonal das Mittelhirn entfernt und durch die beiden vordersten Rückenmarksegmente ersetzt worden war. Dabei zeigte sich, dass bis zu einem Stadium, das unserem Glaesnerstad. 35 entspricht, kein Einfluss der Mittelhirnexstirpation nachzuweisen war. Nach Herrick (1914, 1939) und Herrick und Coghill (1915) ist anzunehmen, dass bis zu diesem Zeitpunkt nur eine spinale und autonom-nervöse Steuerung der Bewegung wirkt. Erst wenn die Larven ein physiologisches Alter erreicht haben, das unserem Glaesnerstad. 40 entspricht, macht sich das Fehlen des Mittelhirnes geltend. Denn jetzt würde normalerweise die Körpermotorik durch die unterdessen caudal ausgewachsenen Bahnen des Hirnstammes (Tractus tecto-bulbaris, und Tractus tecto-spinalis) beeinflusst. Wie wir auf S. 385 zeigten, lässt sich durch Enthirnung der Kyphoseeffekt im Rumpf und vorderen Schwanz nur bis zum Stad. 35 auslösen, d. h. nur solange, als nach den erwähnten amerikanischen Autoren die Hirnstammbahnen die betreffenden Segmente noch nicht erreicht haben, oder mindestens noch nicht beeinflussen konnten. Eine Operation im Stadium 40 kommt nach unserer Interpretation „zu spät". Der formative Einfluss der nach Detwiler (1946 *b*) nun wirkenden Hirnbahnen ist bereits erfolgt. Dass Detwiler in seinen neuesten Experimenten (1946 *a*) im Gegensatz zu früheren Befunden nur ausnahmsweise Kyphose erhielt, ändert nichts an unserer Interpretation. Es würde lediglich bedeuten, dass die für die Motorik massgebenden Nervenfasern nicht identisch sein können mit jenen, die für die normale Streckung des Rumpfes notwendig sind. Sie könnten

trotzdem im gleichen Tractus verlaufen und zur gleichen Zeit eine gegebene Rumpfregion erreichen. Allerdings würde das Fehlen der Kyphose in DETWILER'schen Experiment bei dem die Medulla nicht betroffen wird, dafür sprechen, dass das von uns gesuchte Zentrum eher in der vordern Medulla oblongata als im Mesencephalon selbst läge. Unsere Experimente lassen beide Möglichkeiten offen.

Es ist aber auch möglich, die Experimentalbefunde auf eine zweite, ebenfalls hypothetische Art zu deuten. Das Ausbleiben des Kyphoseeffektes nach Operation an älteren Stadien könnte einfach darauf beruhen, dass allmählich die Embryonalachse durch Verstärkung der Chorda und Entwicklung von Bindegewebe soweit versteift wird, dass eine ventrale Abbiegung aus rein mechanischer Ursache unmöglich wird. Bei dieser Deutung kann man darauf verzichten, für die Muskulatur eine zeitlich begrenzte sensible Phase zu postulieren. Die relative Tonusverstärkung der ventralen Muskulatur würde dann auch bei älteren dekapitierten Larven (Stadium 40 und weiter) im ganzen Rumpfschwanzbereich einsetzen, hätte aber nur in dem noch plastischen Material der Schwanzspitze die Möglichkeit einen kyphotischen Wachstumseffekt zu bewirken. Die zeitliche Uebereinstimmung zwischen einer solchen „Versteifungsphase" und dem DETWILER'schen Stadium des etablierten Mittelhirnregimes wäre dann eine nur zufällige. Zudem würde nach dieser Erklärung der beschriebene Kyphose-Effekt eher wieder mit einer Enthirnungsstarre vergleichbar.

Wir sind uns bewusst, dass die vorliegenden Experimente keine abschliessende Klärung des interessanten Effektes bringen können. Wir hoffen aber, dass die in dieser Untersuchung geleistete Vorarbeit die Grundlage für eine weitergehende Analyse bilden wird. Diese Aufgabe wird weitgehend entwicklungsphysiologisch-neurologischer Art sein.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Embryonen von *Triton palmatus* und *Triton alpestris* wurden dekapitiert. Die sich weiter differenzierenden Hinterstücke entwickeln im Rumpf- und Schwanzbereich in der Sagittalebene eine starke ventrale und andauernde Abbiegung (Kyphose-Effekt).

2. Die Abbiegung äussert sich als Alles- oder Nichtseffekt. Sie unterbleibt, wenn nur die cranialste Kopfregion abgeschnitten wird. Sie setzt mit voller Stärke ein, sobald die hintere Mittelhirnregion von der Dekapitierung erfasst wird.

3. Der Kyphoseeffekt kann auch ausgelöst werden durch lokale Neuralrohrexstirpation im Bereiche des Hinterkopfes oder des Vorderrumpfes.

4. Nach Exstirpation eines Teilstückes der Chorda, entwickeln sich die caudaleren Rumpf- und Schwanzteile normal.

5. Das für die Normalgestaltung massgebende Gehirnzentrum liegt in einem Abschnitt, der den cranialen Teil der Medulla oblongata, das Cerebellum und die hintere Partie des Mesencephalons einschliesst.

6. Der Kyphoseeffekt lässt sich nach Operation von Embryonen verschiedenen Alters bis zu fortgeschrittenen, bereits gestreckten Larven des Glaesner-Stadiums 33—35 in voller Stärke auslösen. Bei noch älteren Larven erfolgen nach Unterbrechung der Gehirn-Rückenmarksverbindung nur noch Verbiegungen im Bereich der Schwanzspitze.

7. Zwischen Körperbezirken normaler und kyphotischer Larven konnten keine organtopographischen Unterschiede nachgewiesen werden. Es scheint lediglich eine relative Verstärkung des Tonus der ventralen Stamm-Muskulatur vorzuliegen.

8. Der Kyphoseeffekt ist von keiner spezifischen Wachstums- und Differenzierungshemmung begleitet.

9. Die regulierende Bedeutung des Gehirns und der absteigenden Nervenbahnen für die Entwicklung des Kontraktionszustandes der sich differenzierenden Stamm-Muskulatur wird diskutiert.

LITERATURVERZEICHNIS

1929 Aron, M. *Rôle du système nerveux central dans la croissance embryonnaire.* Arch. de Biol. 39.

1915. Bartelmez, G. W. *Mauthner's cell and the nucleus motorius tegmenti.* J. Comp. Neurology, 25.

1907. Beccari, N. *Ricerche sulle cellule e fibre del Mauthner e sulle loro connessioni in pesci ed anfibi.* Arch. Ital. Anat. e Embr., vol. 6.

1923. Detwiler, S. R. *Experiments on the transplantation of the spinal cord in Amblystoma. and their bearing upon the stimuli involved in the differentiation of nerve cells.* J. exp. Zool. 37.

1946*a*. Detwiler, S. R. *Experiments upon the midbrain of Amblystoma embryos.* Amer. J. Anatomy, 78.

1946*b*. Detwiler, S. R. *A quantitative study of locomotion in larval Amblystoma following either midbrain or forebrain excision.* J. exp. Zool.

1925. Glaesner, L. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolches (Molge vulgaris).* Jena, 1925.

1945. Hadorn, E. *Beitrag zur Entstehung der Mikrophthalmie.* Archiv Jul. Klaus-Stiftung, 20.

1914. Herrick, C.-J. *The medulla oblongata of larval Amblystoma.* J. comp. Neurology, 24.

1939. Herrick, C.-J. *Internal structure of the thalamus and midbrain of early feeding larvae of Amblystoma.* J. comp. Neurology, 70.

1915. Herrick, C. J. and Goghill, G. E. *The development of reflex mechanism in Amblystoma.* J. comp. Neurology, 25.

1944. Holtfreter, J. *Neural differentiation of ectoderm through exposure to saline solution.* J. exp. Zool. 95.

1944. Hoerstadius, S. *Ueber die Folgen von Chordaextirpation an späten Gastrulae und Neurulae von Amblystoma punctatum.* Acta Zoologica, 25.

1938. Lehmann, F.-E. und Ris, H. *Weitere Untersuchungen über die Entwicklung der Achsenorgane bei partiell chordalosen Tritonlarven.* Rev. suisse de Zool. 45.

1929. Nicholas, J. S. *An analysis of the responses of isolated portions of the amphibian nervous system.* Roux' Arch. 118.

1930. Nicholas, J. S. *The effects of the separation of the medulla and spinal cord from the cerebral mechanism by the extirpation of the embryonic mesencephalon.* J. exp. Zool. 55.

1906. Sherrington, Ch.-S. *The integrative action of the nervous system.* London, 1911.

1922. Wieman, H. L. *The effect of transplanting a portion of the neural tube of Amblystome to a position at right angles to the normal.* J. exp. Zool. 35.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 401
Tome 54, nº 21. — Août 1947.

Aus dem Zoologisch-vergl. Anatomischen Institut
der Universität Zürich

Der Einfluss des Lichtausfalles auf den Ablauf der Metamorphose und auf die Gonadenentwicklung von *Triton alpestris*

von

Albert TOBLER

Mit 26 Textabbildungen und 6 Tabellen.

(Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung der ,,Georges und Antoine Claraz-Schenkung".)

INHALT

1. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG [1]

Obwohl das Licht letzten Endes alles organische Leben bedingt, scheint es für die Tierwelt doch nicht unmittelbar lebensnotwendig zu sein. So beweisen die in lichtlosen Wassertiefen, in Höhlen lebenden oder im Boden grabenden Tiere, dass sich der Lichtausfall für sie nicht als lebenshindernder Faktor erweist. Allerdings ist zu berücksichtigen, dass selbst diese Tiere durch die Nahrungsaufnahme in Form von Abfällen autotropher pflanzlicher Organismen aber auch von Tieren, die im Lichtgenuss gestanden haben, der Lichtbeeinflussung, wenn auch indirekt, teilhaftig werden. Eine vollständige Unabhängigkeit vom Licht lässt sich demnach auch in Laboratoriumsversuchen nicht erzielen. Es muss somit, wenn von einer Lichtbeeinflussung der Tiere gesprochen wird, jeweils die direkte Lichteinwirkung verstanden werden.

Nun ist unter Biologen die Ansicht weit verbreitet, dass eine direkte Lichtbeeinflussung für den tierischen Organismus not-

[1] Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. H. Steiner. Ihm möchte ich für die zahlreichen Ratschläge und Anregungen sowie für das Interesse, mit dem er meine Arbeit stets verfolgte, herzlich danken. Ebenso sei hier dem Direktor des zoologischen Institutes der Universität Zürich, Herrn Prof. Dr. E. Hadorn, für verschiedene wertvolle Anregungen und das der Arbeit bekundete wohlwollende Interesse herzlich gedankt. Schliesslich bin ich auch dem Kuratorium der Georges und Antoine Claraz-Schenkung für die mir gewährte Unterstützung zu grossem Dank verpflichtet. Bei der Herstellung der Photographien wurde ich von Herrn Aichinger, Präparator, beraten, dem ich auch die Anfertigung der Photographien von Abb. 8 und 9 verdanke.

wendig sei oder sich doch zum mindesten während bestimmter Lebensperioden auf einzelne Lebensvorgänge, wie vor allem das Wachstum, fördernd auswirken müsse.

Entsprechende Untersuchungen an Insekten haben bisher einerseits beim Pelzkäfer *Anthrenus bifasciatus* (Herfs 1936) eine Beschleunigung der Entwicklung im Dunkeln, andererseits beim Kohlweissling *Pieris brassicae* (Janisch und Maercks 1933) sowie bei *Drosophila melanogaster* (Northrop, 1926) keine Beeinflussung der Entwicklungsdauer durch den Lichtausfall erkennen lassen. Da es sich hiebei allerdings um niedriger stehende Tiere handelt, die, wie im Falle des Pelzkäfers, ausserdem noch extreme Anpassungsformen an bestimmte Lebensverhältnisse darstellen, wäre immer noch daran zu denken, dass eine direkte Lichteinwirkung wenigstens auf höher organisierte Tiere, namentlich Wirbeltiere, notwendig sei. Aus den wenigen bisher vorliegenden und die Amphibien-Embryonalentwicklung im Dunkeln betreffenden Arbeiten, die überdies zumeist älteren Datums sind, geht allerdings übereinstimmend hervor, dass durch Dunkelheit keine (Abderhalden 1927, Driesch 1891) oder nur geringe (Fischel 1919) Abweichungen vom regulären Entwicklungsverlauf im Lichte hervorgerufen werden; und zwar betrifft dies sowohl die Embryonalentwicklung selbst, als auch die Entwicklungsgeschwindigkeit. In einer neueren Arbeit von Knight (1938) werden die Feststellungen der beiden ersteren Autoren auch an *Triton alpestris* bestätigt.

Weniger eindeutig sind dagegen die in der Literatur verzeichneten Ergebnisse der Larvalentwicklung und Metamorphose der Amphibien im Dunkeln. Während nach den einen (Edwards 1824, Yung 1878, Koch, Bericht über englische Arbeit 1871, Kammerer 1922) Dunkelhaltung der Larven Entwicklungsverzögerung und damit Hinausschieben der Metamorphose zur Folge haben soll, wird auf Grund der andern (Dutrochet 1834, Higginbotham 1850) dem Lichtmangel ein hemmender Einfluss auf die Larvalentwicklung abgesprochen, d. h. Dunkel- und Helltiere sollen sich zur gleichen Zeit in die Landform umwandeln.

Die Ursache dieser sich widersprechenden Versuchsergebnisse mag nicht zuletzt in der Schwierigkeit liegen, für die im Dunkeln gehaltenen Larven den Lichttieren gegenüber ebenbürtige Lebensbedingungen zu schaffen. Diese Schwierigkeit kommt auch in

den zum Teil sehr hohen Sterblichkeitsziffern (Higginbotham) zum Ausdruck. Da aber den Aufzuchtbedingungen beim Zustandekommen einer Entwicklungsverzögerung ganz besondere Bedeutung zukommt, könnte eine festgestellte Metamorphoseverzögerung auf Faktoren zurückgeführt werden, die auch in Hellzuchten auftreten und einer normalen Entwicklung hinderlich sein könnten. Bei einer Ueberprüfung der in den erwähnten Arbeiten (soweit sie im Original vorlagen) aufgezeichneten Versuchsanordnungen ergibt sich auch, dass unter Berücksichtigung aller möglichen Fehlerquellen die festgestellte Entwicklungsverzögerung im Dunkeln nicht einwandfrei auf den Lichtmangel zurückgeführt werden kann, da zum Teil die Versuchsanordnungen recht primitiver Art waren, zum Teil in Dunkel- und Hellzuchten stark unterschiedliche Temperaturen (Kammerer) herrschten. Andererseits ist von den zwei älteren Arbeiten (Dutrochet und Higginbotham), die eine Entwicklungsverzögerung im Dunkeln nicht bestätigen, diejenige von Higginbotham auch nicht verwertbar, da namentlich die Sauerstoffversorgung ungenügend, d.h. die Besiedlungsdichte im Verhältnis zur Wassermenge zu gross war. In der neueren Untersuchung von Abderhalden (1927) wird immerhin von einem, wenn auch kleinen Unterschied gesprochen. Welcher Art er ist, und ob es sich um statistisch gesicherte Differenzen handelt, geht aus seinen Angaben nicht hervor.

Auf Grund dieser zumeist an Anuren durchgeführten Untersuchungen war kein genaues Bild über die Bedeutung des Lichtes für die Entwicklungsvorgänge zu erhalten, sodass es angezeigt war, das Problem der Lichtbeeinflussung höher organisierter Tiere nochmals an Amphibien nachzuprüfen, von denen mir auf Grund der nachfolgenden Hinweise die Urodelen am geeignetsten erschienen.

Gelegentlich stösst man in der Literatur auf Berichte über neotene Urodelen (in Wirklichkeit zumeist nur Tiere mit verzögerter Metamorphose ohne Geschlechtsreife), die an dunkeln Orten gefunden worden waren (Germershausen 1910). Die vorliegende Untersuchung war denn auch ursprünglich in Angriff genommen worden im Hinblick auf die interessante Erscheinung, dass bei den Urodelen unter den Bedingungen des Aufenthaltes in dunkeln Höhlen so oft neotene Formen auftreten *(Proteus, Typhlomolge, Typhlotriton)*. Die Annahme lag daher nahe, dass in diesem Fällen

eine Beeinflussung der Metamorphose durch den Lichtausfall vorliegen könnte. Wie man heute durch die umfangreichen und eingehenden Untersuchungen über das Zustandekommen der Amphibienmetamorphose weiss, ist für deren Auslösung einerseits unmittelbar die Schilddrüse durch Ausschüttung des Metamorphosehormones, andererseits die Hypophyse verantwortlich, die als übergeordnetes Organ durch die Sezernierung eines thyreotropen Hormons die Steuerung der Schilddrüse übernimmt. Falls diese Drüsen bis zu einem gewissen Grade dem Einfluss von Umweltfaktoren unterstehen, wird sich der Einfluss der Umwelt am Zustandekommen bestimmter inkretorisch gesteuerter Lebensprozesse, wie z. B. der Metamorphose, auch auf diesem Wege geltend machen, sodass in den nachfolgenden Untersuchungen auf diese Zusammenhänge besonders geachtet werden musste. So war auch bei der von Hartwig und Rotmann (1940) an einem Massenauftreten neotener *Triton taeniatus* ausgeführten experimentellen Untersuchung, die den Schluss nahelegte, dass ein verändertes physiologisches Verhalten der Hypophyse zu dieser spontanen Neotenie geführt habe, an eine Beeinflussung seitens der Umweltfaktoren zu denken. Im gleichen Sinne müssen auch die Untersuchungen über den Farbwechsel und dessen Auslösung durch das Licht beurteilt werden.

1935 stellte Rodewald bei *Rana temporaria* fest, dass bei völliger Verdunkelung, aber auch bei Verkleben der Augen die Bildung eines melaninausbreitenden Hormones der Hypophyse unterbleibt. Daraus wurde abgeleitet, dass ein Lichtreiz auf die Hypophyse einwirke, der auf Grund der Versuchsanordnung nur auf nervöser Bahn und zwar über Auge und Opticus zur Wirkung kommen könne.

1931 wurde von Bissonnette und 1935 von Benoit beobachtet, dass sich zusätzliches Licht auf die Geschlechtstätigkeit von Vögeln und Säugern fördernd auswirkt, wobei anzunehmen war, dass vom Auge ausgehende Lichtreize die Hypophyse zur Sezernierung von gonadotropem Hormon veranlassen. Der entwicklungsgeschichtlich enge Zusammenhang zwischen Auge und Hypophyse wurde 1925 von Greving auch als anatomisch-histologisch nachweisbar bezeichnet. Auf Grund all dieser Ueberlegungen über die mögliche Beeinflussung innersekretorischer Vorgänge durch den Lichtausfall ergab sich für meine Untersuchungen somit folgende Problemstellung:

1. Wirkt sich Dunkelhaltung von Amphibien auf die Metamorphose verzögernd aus?

Da eine nervöse Beeinflussung der Hypophyse unter Vermittlung des Opticus möglich ist, könnte auch die Ausscheidung von thyreotropem Hormon durch die Hypophyse der Lichtbeeinflussung unterliegen und damit die Metamorphoseauslösung in gewisse Abhängigkeit zum Licht setzen.

2. Kann der gänzliche Lichtausfall bei der Ausbildung und bei der Reife der Geschlechtsorgane eine hemmende Wirkung zeitigen?

Nach Bissonnette und Benoit wirkt einerseits zusätzliches Licht fördernd auf die Geschlechtstätigkeit, sodass der Nachweis zu erbringen ist, ob nicht andererseits gänzlicher Lichtausfall sich namentlich auf Ausbildung und Reife der Gonaden hemmend auswirkt.

2. MATERIAL UND METHODEN

a) *Material.*

Als Versuchstier wurde von den einheimischen Tritonen der Alpenmolch, *Triton alpestris* (Laur.), die in der Schweiz häufigste Art verwendet, die sich infolge ihrer grossen ökologischen Valenz sowie der hohen Eizahlen wegen für solche Versuche sehr gut zu eignen schien. Die Anfangs April bis Ende Mai zum Zwecke der Eiablage eingefangenen geschlechtsreifen Tiere stammten aus der näheren Umgebung Zürichs (Lehmgrube am Uetliberg, Tümpel am Katzensee). Die zusammen mit einigen Männchen in Aquarien ohne Bodenbelag verbrachten weiblichen Tiere begannen ein bis zwei Tage nach dem Fang mit der Eiablage an eingelegte Grashalme. Die Zahl der abgelegten Eier erreichte eine Woche nach der Gefangennahme ihren Höhepunkt um dann allmählich, von einzelnen kurzen Perioden mit höheren Eizahlen unterbrochen, abzunehmen; doch setzten mehrere Weibchen die Legetätigkeit zwei Monate lang fort, sofern jeden 2.—3. Tag gefüttert (Regenwürmer und Milz), das Wasser jeden 3. Tag weggegossen und

durch frisches, kaltes Wasser (Anregung zur Eiablage) ersetzt wurde.

b) *Aufzuchtbedingungen und Technik der Aufzucht im Dunkeln.*

Die innerhalb 24 Stunden abgelegten Eier, als Eiablage bezeichnet, verteilte ich unter Berücksichtigung der Besiedlungsdichte und des Verhältnisses Wasser-Volumen zu -Oberfläche gleichmässig auf ent-

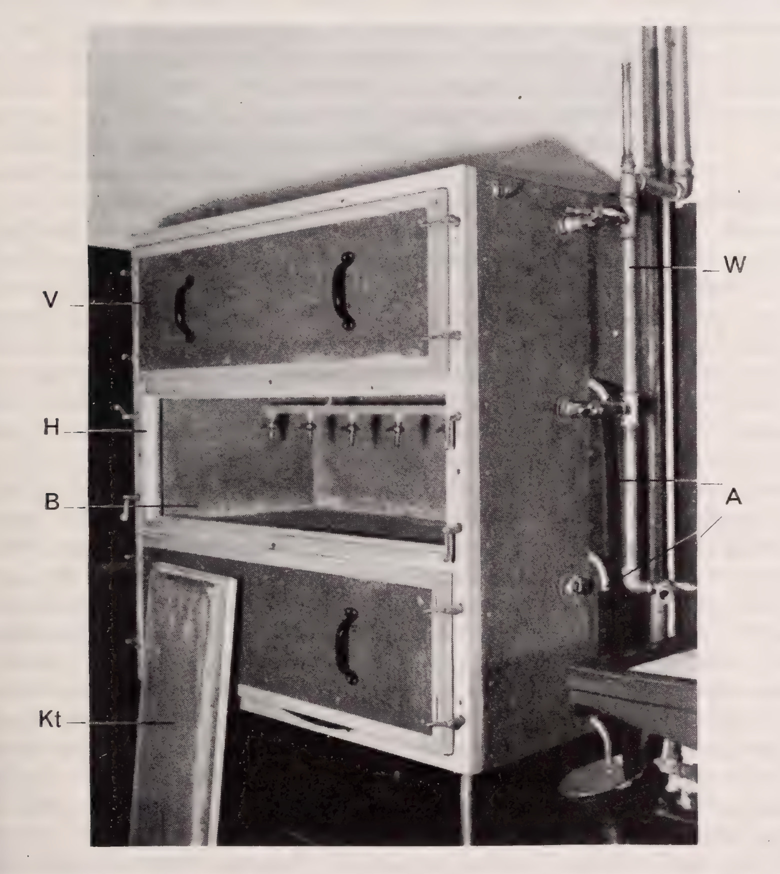


ABB. 1.

Dunkelkasten, in dem die *T. alpestris*-Larven aufgezogen wurden. A: Abflussröhren, B: Blechauskleidung, H: Holz, Kt: Kastentüre, V: Verkleidung (Holzfaserstoff), W: Wasserzulaufrohr. Ausmasse: Höhe 103 cm, Breite 102 cm, Tiefe 57 cm.

sprechend grosse Petrischalen. Die eine Hälfte der Eiablage beliess ich als Kontrollen am Licht (Fenster des Laboratoriums, Nordwestseite), während die andere Hälfte im nachfolgend beschriebenen und abge-

bildeten Dunkelkasten aufgezogen wurde (s. Abb. 1). Dieser Dunkelkasten fand zudem noch Aufstellung in der photographischen Dunkelkammer des zoologischen Institutes.

Durch die räumliche Trennung der Versuchsörtlichkeiten (Kasten in Dunkelkammer — Kontrollen im Laboratorium) war eine Verschiedenartigkeit des täglichen Temperaturverlaufes in den Dunkel- und Hellzuchten nicht zu vermeiden. Der lichtdichte Verschluss des Dunkelkastens verstärkte den an und für sich schon konservativen Charakter der Temperaturschwankungen des Wassers, sodass sich Dunkel- und Hellzuchten weniger in den Mittelwerten, (die lediglich um ca. ½ Grad Cels. voneinander abweichen) als vielmehr in den Temperaturextremen (jedoch nicht mehr als 3 Grad Cels.) unterscheiden. Aus diesem Grunde wurde die Temperatur am späten Vormittag gemessen, zu welcher Zeit Werte erreicht wurden, die ungefähr dem Tagesmittel entsprachen. Die in den Sommermonaten am Nachmittag aufgetretenen höheren Lufttemperaturen, die sich namentlich auf die Hellzuchten auswirkten, wurden damit nicht erfasst, sodass die für Kontrollzuchten am Licht angegebene Durchschnittstemperatur in Wirklichkeit etwas höher liegt. Damit dürfte der in Tab. III (Seite 419) verzeichnete Temperaturvorsprung der Dunkelzuchten von ca. ½ Grad zum grossen Teil ausgeglichen worden sein, welcher Umstand für die Beurteilung des später zu besprechenden zeitlichen Metamorphoseablaufes von Bedeutung ist.

Die Wassererneuerung erfolgte anfänglich mit Hilfe einer dem Kasten angeschlossenen Wasserdurchlauf-Vorrichtung (s. Abb. 1) in der Weise, dass ständig frisches Wasser in die Schalen tröpfelte. Unter diesen Bedingungen begann ich im Frühjahr 1944 die ersten Aufzuchten, die insofern zu einem überraschenden Resultat führten, als deren Larven im Dunkelkasten regelmässig nach dem Schlüpfen abstarben. Andererseits ergaben im Dunkelkasten gehaltene aber ohne Wasserzufuhr bleibende Zuchten vollständig normal sich weiterentwickelnde Larven, sodass kein anderer Rückschluss möglich war als die Annahme einer Schädigung der Tiere durch das den Kasten passierende Wasser. Kontrollversuche am Licht machten es wahrscheinlich, dass beim tropfenweisen Wasserdurchtritt die Hahnenabdichtungen für die Aufzucht giftige Stoffe ins Wasser abgaben. Diese Erfahrung, die zu einer falschen Deutung der Wirkung des Dunkelaufenthaltes hätte führen können, veranlasste mich, die Wassererneuerung in Form eines jeden 2. Tag erfolgenden Wasserwechsels vorzunehmen. Somit konnte es sich lediglich noch darum handeln, durch regelmässige Frischwasserzufuhr den Sauerstoffgehalt des Wassers in Dunkel- und Hellzuchten wenigstens innerhalb derselben Grenzen zu halten. In Verwertung der Tatsache, dass solches Wasser, das bereits Molchlarven enthielt, wachstumsfördernde Wirkung zeigt (Hutchinson 1939), wurde der Wasserwechsel so durchgeführt, dass das alte Wasser nicht vollständig weggeschüttet wurde. Vielmehr fügte ich zuerst frisches Wasser zum alten hinzu, um nachher durch Absaugen von Exkrementen und Nahrungsüberresten den früheren Wasserstand wieder herzustellen.

Als Futter dienten in Aquarienhandlungen bezogene Tubificiden. Die Darreichung lebenden Futters wurde schon im Hinblick auf die Nahrungsaufnahme im Dunkeln der Darbietung einzelner Organteile, wie Leber und Milz vorgezogen. Auf ein abwechselndes Füttern mit Tubifex und Milz musste verzichtet werden, da Milzstückchen im Dunkeln nur vereinzelt angenommen wurden. Damit war die Fütterung, an den Verhältnissen im Freien gemessen, etwas einseitig. Auf die möglichen Auswirkungen dieser besonderen Ernährung wird an anderer Stelle noch hingewiesen werden. Hier sei lediglich vermerkt, dass auf qualitativ und quantitativ gleiche Fütterung in Dunkel- und Hellzuchten besonders geachtet wurde, um so eine Fehlerquelle zu vermeiden. Es wurde so viel Futter verabreicht, dass immer noch einzelne Würmer im Ueberschuss vorhanden waren, die dann bei der nächsten Reinigung mit den Exkrementen zusammen entfernt und durch frische ersetzt wurden.

Für die Dauer des Larvenlebens konnte auf einen Bodenbelag in den Zuchtschalen verzichtet werden, was Fütterung und Reinigung bedeutend erleichterte. Im besonderen wurde so erreicht, dass die Larven auch im Dunkeln die Würmer aufschnappten, womit eine bis zur Metamorphose dauernde Aufzucht in absoluter Dunkelheit überhaupt erst möglich wurde. Für die Zeit der Metamorphose, insbesondere den kritischen Zeitpunkt des Einsetzens der Lungenatmung musste dagegen eine Möglichkeit zum Anlandgehen vorhanden sein, die ich auch nach der Metamorphose beibehielt, obschon die Tiere wieder (wegen der Futterdarbietung im Dunkeln) ans Wasser gewöhnt wurden. Diese Möglichkeit wurde durch eine schräg ansteigende Sandschicht, die bis über die Wasseroberfläche reichte, geschaffen. Da sich aber ein grosser Teil der Würmer nach kurzem Aufenthalt in der Schale in den Sand verkriecht und damit namentlich für die Dunkeltiere unauffindbar bleiben musste, wurden von nun an die Tiere einzeln gefüttert, sodass ich dafür, wie auch für die Entfernung absterbender Tiere und die Kontrolle der Stadien während der Larvalentwicklung für kurze Zeit schwaches rotes Licht benötigte. Dabei ging ich folgendermassen vor:

Die Versuchsschalen wurden jeweils im Dunkeln dem Kasten entnommen und über eine durch rubinrotes Glas abgeschirmte 25 Watt Glühlampe gestellt. Die Lichtintensität wurde durch vorgeschaltete Filter soweit abgeschwächt, dass die Tiere gerade noch in ihren Umrissformen erkannt werden konnten. (19/10 Din-Pan-Platte ergab nach 1 Sekunde Belichtung gerade noch wahrnehmbare Grautönung). Die für die Verrichtung der oben genannten Arbeiten benötigte Zeit der Lichteinwirkung betrug für die einzelne Zuchtschale: bei Larven 1-1½ Min., bei metamorphosierten Tieren ca. 3 Min. Die Verwendung von rotem Licht zur Kontrolle schien mir namentlich auf Grund der in der Einleitung bereits erwähnten Arbeit von Rodewald (1935) angezeigt, wonach bei *R. temporaria* durch in rotem Licht ausgeführte Hypophysenexstirpation keine Ausscheidung melaninausbreitenden Hormons erfolgen soll. Es durfte somit erwartet werden, dass auch die Sezernierung thyreotropen und gonadotropen Hormons durch die

Hypophyse, sofern diese auf Lichtreiz ansprechen sollte, durch rotes Licht unbeeinflusst bleibt. In den 1945 durchgeführten Aufzuchten versuchte ich aber auch diese Lichtkontrolle als letzte mögliche Fehlerquelle, wenigstens bis zur Metamorphose auszuschalten, und es gelang mir dann auch *T. alpestris* vom ungefurchten Ei bis zum Abschluss der Metamorphose in absoluter Dunkelheit aufzuziehen (Zucht D 9). Daneben gelangte in einer Zucht (D 10-13) auch grünes Licht zur Verwendung, um bei einer allfälligen Verzögerung der Metamorphose im Dunkeln einen Hinweis darauf zu erhalten, wie weit das zur Kontrolle verwendete Licht in Bezug auf Intensität und Strahlenqualität als Fehlerquelle zu betrachten ist.

Tabelle I.

Sterblichkeitsrate in den Dunkel- und Kontrollzuchten von T. alpestris.

	eingesetzte Eier	tot oder atyp. Entw.	in %	eingesetzte Larven	eingegangen bis Metam.	in %	Versuchsjahr
Dunkeltiere	246	89	36	71	10	14	1944
Kontrolltiere	284	70	24,6	72	10	14	
Dunkeltiere	250	75	30	88	2	2,3	1945
Kontrolltiere	222	64	28	78	2	2,5	

Die Qualität der den Dunkel- und Kontrolltieren dargebotenen Lebensbedingungen kann am besten auf Grund der Sterblichkeitsrate beurteilt werden (Tab. I). Die hier verzeichnete relativ hohe Sterblichkeit der Embryonalstadien bedarf insofern einer Ergänzung, als in diesen Zahlen auch alle jene Fälle miteingeschlossen sind, wo sich einzelne Keime durch stark verzögerte oder atypische Entwicklung von den übrigen unterschieden und deshalb mit entfernt wurden. Im Gegensatz dazu waren während der Larvalentwicklung nur wenige Ausfälle zu verzeichnen, die zur Hauptsache noch in die Zeit der Metamorphose fielen. Das mag als ein Beweis dafür gelten, dass die nachfolgend beschriebenen Versuchsresultate unter einigermassen normalen Lebensbedingungen

zustande gekommen sind. Dabei ist besonders zu vermerken, dass in den Dunkelzuchten die larvale wie auch die postmetamorphe Sterblichkeit nicht höher war als bei den Kontrollen am Licht. Immerhin zeigten Dunkeltiere eine erhöhte Empfindlichkeit gegenüber Nahrungsmangel, was sich im Januar 1945 bei 9 Monate alten Dunkeltieren dahin äusserte, dass infolge Fehlens von Tubificiden und Ablehnung anderen Futters in zwei Tagen 50% der Versuchstiere zugrunde gingen. Interessanterweise konnten die dem Tod vorangehenden Lähmungserscheinungen im Licht ohne Nahrungszufuhr bis zur vollständigen Erholung rückgängig gemacht werden, sodass die Annahme nahe liegt, die Todesursache in einer unter Lichteinfluss vermeidbaren Avitaminose zu suchen.

c) *Mikrotechnik.*

Als Fixierflüssigkeit wurde zur Hauptsache Bouin verwendet. Zur Färbung der Schilddrüsen kam anschliessend die Azanfärbung nach Heidenhain zur Anwendung, die bei einer Schnittdicke von 7-8 μ schöne Schnittbilder lieferte. Für die Gonadenfärbung erzielte ich mit Hämalaun-Eosin bei 8 μ Schnittdicke gute Uebersichtsbilder. Der Mangel an guten Abbildungen von Urodelen-Hypophysen mag nicht zuletzt davon herrühren, dass es einige Schwierigkeiten bereitet, deren histologischen Aufbau durch entsprechende Fixierung und Färbung deutlich darzustellen. Bouin erwies sich dabei als völlig unbrauchbar, indem die starke Schrumpfung das zarte Drüsengewebe auseinanderriss. Auf Grund der Arbeit von Meyer (1939) konnte schliesslich mit dem Kollmer'schen Fixierungsgemisch eine schonende Fixierung erzielt werden, die sich auch in Verbindung mit der Azanfärbung als günstig erwies. Eine differenzierte Färbung der verschiedenen Zelltypen auf Grund der von Romeis (Taschenb. mikr. Techn. 12. Aufl.) angegebenen Methode konnte aber erst erzielt werden, als die für den Aufenthalt der Schnitte in Anilinalkohol angegebene Zeit um das 5—10 fache verlängert und die Schnittdicke auf maximal 4 μ gehalten wurde.

3. VERSUCHS-ERGEBNISSE

A. Metamorphose.

a) *Vergleich von Larvenstadien bei Dunkel- und Helltieren vor der Umwandlung.*

Vorgängig der Untersuchungen über den zeitlichen Ablauf der Metamorphose bei Dunkeltieren und Kontrollen sollen die letzten Larvenstadien vor der Umwandlung einem Vergleich unterzogen

werden, um damit die Ausgangslage für die Metamorphose festzuhalten. Die beiden in Abb. 2 nebeneinander wiedergegebenen Dunkel- und Hell-Larven zeigen die ersten Anfangsstadien der metamorphotischen Umänderungen (annähernd Glaesnerstad. 53 bei *T. vulgaris*), d. h. beginnendes Zurückweichen des dorsalen Flossensaumes, Kiemenreduktion, Vortreten der Augenbulbi, Ausbildung der Halsregion usw. Diese Umänderungen sind beim abgebildeten Dunkeltier gegenüber seiner gleichaltrigen Kontrolle um



Abb. 2.

Zwei Larven aus der gleichen Eiablage (D 14, H 14, 7/8.5.45) oben: Dunkeltier, im Dunkelkasten aufgezogen, unten: Kontrolltier, am Licht aufgezogen. Alter: 84 Tage. Vergr. 2,7 ×. (Lebendaufnahme, Narkose in 0,04% Chloreton).

weniges weiter fortgeschritten, doch liegen die Abweichungen innerhalb der normalerweise bei Helltieren gleichen Alters festzustellenden Variationsbreite. Von einem bei Dunkeltieren zeitlich verschobenen Beginn der die Metamorphose ankündigenden Umänderungen kann demnach kaum gesprochen werden. Ganz allgemein verläuft auch die gesamte Larvalentwicklung bei Dunkel- und Helltieren gleichartig (s. Abb. 3), was übrigens auf Grund der in der Einleitung erwähnten Arbeiten für die Embryonalentwicklung ebenfalls erwartet und in meinen Zuchten bestätigt werden konnte.

Der auffallendste Unterschied zwischen den in Abb. 2 als

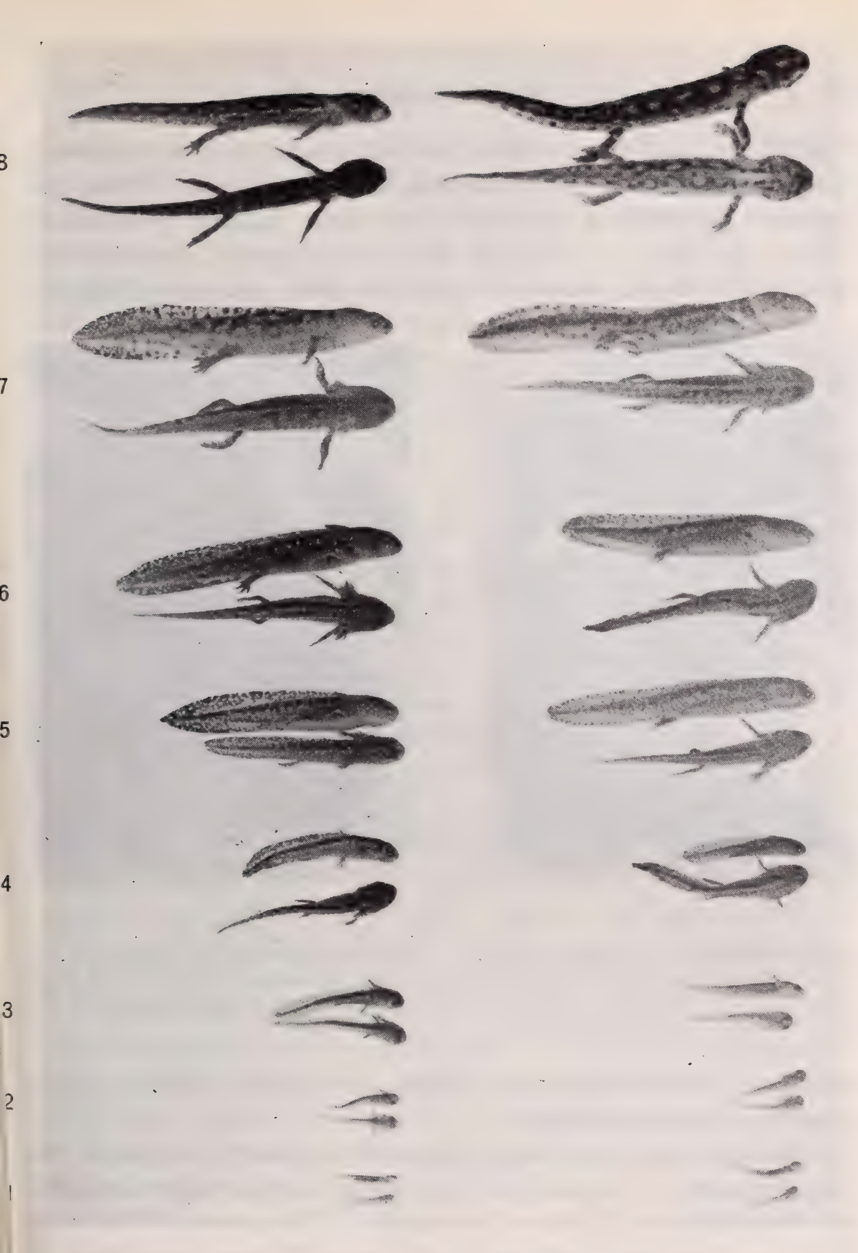


Abb. 3.

Entwicklungsserien von Dunkel- und Kontrolltieren am Licht der gleichen Eiablage (7/8.5.45). Fix. Bouin.

	1	2	3	4	5	6	7	8
	links: Kontrolltiere am Licht							
Längenmasse (Schnauzenspitze/Schwanzspitze) in mm	7,3	9,4	13,8	16,8	25,2	30,1	33,8	33,2
	6,2	10,7	14,3	18,6	21,1	27,8	33,1	33,6
	rechts: Dunkeltiere							
	7,8	9,6	12,3	13,2	28,2	25,2	36,7	38,9
	7,0	7,8	11,0	18,4	22,6	25,1	33,0	38,7
Alter in Tagen	14	24	34	44	54	64	84	105

Beispiele dargestellten Tieren besteht ausser der verschiedenen Körperlänge in der unterschiedlichen Pigmentierung: Dunkeltier hell, dunkel gefleckt; Helltier mehr oder weniger gleichmässig dunkel. Da diese Unterschiede das zur Diskussion stehende Problem nicht direkt berühren, sollen lediglich ein paar allgemein



Abb. 4.

Schilddrüse eines Dunkeltieres (D 14), Glaesnerstadium 53. KV = Kolloidvakuolen. Alter: 81 Tage Vergr. 310 ×. Bouin, Azan.

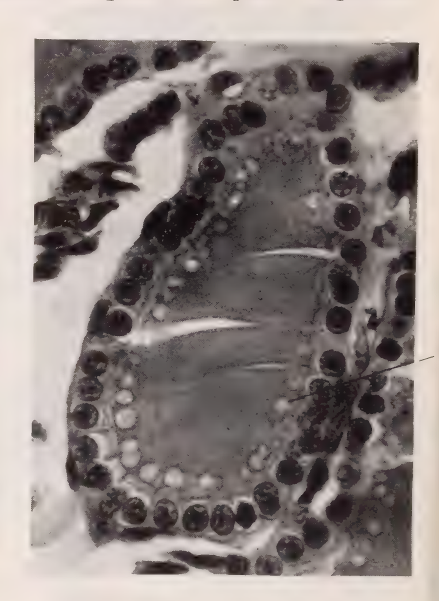


Abb. 5.

Schilddrüse eines Kontrolltieres am Licht (H 14), Glaesnerstadium 53. Bezeichnung und Angaben s. Abb. 4.

gehaltene Feststellungen zu dieser verschiedenen äusseren Erscheinung gemacht werden.

Was die Verteilung des Pigmentes anbetrifft, erscheint die beim Dunkeltier vorhandene Melanophorenmenge allgemein mehr auf einzelstehende Flecken konzentriert. Der dazwischenliegende Raum ist demgegenüber nur spärlich von Melanophoren besetzt, wodurch das eigenartige, hell und dunkel gefleckte Zeichnungsmuster zustande kommt. Wie aus Querschnitten durch die Haut hervorgeht, beruht die besondere Ausfärbung der Dunkeltiere nicht allein auf einer unterschiedlichen Pigmentverteilung, sondern wird zusätzlich durch eine geringere Zahl von Melanophoren in ihrer Auswirkung verstärkt. Im Gegensatz zu den Melanophoren

zeigen die von den hinteren Extremitäten bis unter die Kiemen in einer Reihe verlaufenden Guanophoren in Anzahl und Verteilung bei Dunkel- und Helltieren eine auffallende Uebereinstimmung.

Die Bedeutung, welche die Schilddrüse für das Metamorphosegeschehen besitzt, macht es notwendig, in den Vergleich dieser Larvenstadien von Dunkeltieren und Kontrollen auch die histologische Untersuchung der Schilddrüse einzubeziehen, die bei Dunkeltieren folgendes Bild ergibt (Abb. 4): Den äusserlich sichtbaren ersten metamorphotischen Umänderungen entspricht das histologische Bild der Schilddrüse, wo die nicht mehr prall gefüllten Follikel eine bereits erfolgte Kolloidabgabe bestätigen. Auf diese Tätigkeit weist ausserdem die nach Azanfärbung sichtbar werdende Farbreaktion des Kolloids hin, das sich nur noch zentral violett, grösstenteils aber blau färbt. Nach Uhlenhuth (1927) soll dieser Farbumschlag des Kolloides von rot in blau den Uebergang vom dick- in den dünnflüssigen Zustand anzeigen und damit den Beginn der zentrifugalen Kolloidausscheidung erkennen lassen. Die an der Grenze des Follikellumens sichtbaren zahlreichen Randvakuolen sind nach Aleschin (1936) und Gasche (1939) Orte der fermentativen Ueberführung des chromophilen Kolloids in den chromophoben Zustand, in welchem dann der Transport des Kolloids erfolgen soll. Wenn diese Vakuolen auch in Zahl und Ausbildung sowie im zeitlichen Auftreten einer Beeinflussung durch Temperatur und Ernährungszustand unterliegen (Gasche 1939), vermitteln sie doch in Verbindung mit der Farbreaktion des Kolloides und dem Ausbildungsgrad des Epithels ein gutes Bild vom Aktivitätszustand einer Schilddrüse. Allerdings bedarf es für einen Vergleich zwischen Schilddrüsen zweier verschiedener Tiere nicht nur der Verwendung von Tieren des gleichen Metamorphosestadiums, sondern auch der Berücksichtigung gleich grosser Follikel, da selbst zwischen den verschieden grossen Follikeln derselben Schilddrüse Unterschiede in Zahl und Grösse der Randvakuolen auftreten können.

Bei Einhaltung dieser Anforderungen lassen sich, wie Abb. 4 und 5 zeigen, in den Schilddrüsen von Dunkeltieren und Kontrolltieren am Licht keine prinzipiellen Unterschiede nachweisen, indem ausser der in kleinen, aber normalen Grenzen schwankenden Zahl und Grösse der Kolloidvakuolen weder die Kolloidreaktion verändert ist, noch das Drüsenepithel eine bei Dunkel- und Hell-

tieren verschiedene Ausgestaltung besitzt. Die zum Teil noch kubischen Zellen werden in jenem Follikelabschnitt, wo die Kolloidvakuolen spärlich auftreten, von hohen zylindrischen Zellen abgelöst, die den Beginn der zentripetalen Kolloidsekretion anzeigen und für Schilddrüsen von Tieren, die auf dem Höhepunkt der Metamorphose stehen, typisch sind.

Das histologische Bild ergänzt demnach die bereits morphologisch feststehende Gleichheit der betreffenden Entwicklungsstadien in dem Sinne, dass auch physiologisch die Ausgangslage für die Metamorphose bei Dunkeltieren und Kontrollen die gleiche ist.

b) *Zeitpunkt und Ablauf der Metamorphose.*

Mit Beginn der Auf- und Umbauprozesse, die in ihrer Gesamtheit den Uebergang vom Wasser- zum Landleben bedingen, wird das Larvenleben abgeschlossen. In der nun folgenden Zeit der Metamorphose müssen die Gewebe auf die im Körper zirkulierenden Hormone ansprechen und sich bestimmungsgemäss umbilden. Damit ergibt sich für die Beurteilung der Lichtwirkung folgendes Kriterium: Erreichen Dunkel- und Helltiere im selben Zeitpunkt ein bestimmtes Umbildungsstadium?

Um eine zeitliche Vergleichsmöglichkeit zwischen Hell- und Dunkeltieren zu schaffen, muss im ganzen Metamorphosegeschehen ein Fixpunkt angenommen werden. Unter den verschiedenen während der Metamorphose auftretenden Kennzeichen eignen sich nur wenige zur sicheren Festlegung eines bestimmten Stadiums dieser Umwandlungsprozesse. So sind z. B. die Ausbildung des adulten Zeichnungsmusters, die Kiemenreduktion, die Rückbildung des Flossensaumes usw. Vorgänge, die längere Zeit in Anspruch nehmen und ganz genauer Beobachtung bedürfen, um sie in einzelne Stadien fassen zu können. Sie sind damit für Dunkelversuche ungeeignet. Bei minimaler Lichtmenge oder in vollständiger Dunkelheit konnten daher nur rasch ablaufende Ereignisse, wie die 1. Häutung oder das „Anlandgehen“ als Fixpunkte brauchbar sein. Eine Kontrolle der 1. Häutung im Dunkeln wäre lediglich bei Einzelhaltung der Tiere möglich gewesen. Die Umständlichkeit der Untersuchung (tägliche Umsetzung der Tiere in andere Schalen und Untersuchung der Zuchtschalen am Licht) einerseits, die durch

Einzelhaltung verursachte Raumknappheit (mehr Schalen und weniger Tiere) andererseits veranlassten mich, von der 1. Häutung als Vergleichsstadium abzusehen. So fand als einziger im Dunkeln erkennbarer Metamorphosefixpunkt das „Anlandgehen" der metamorphosierenden Tiere Verwendung. (In absoluter Dunkelheit wurde das Anlandgehen durch sorgfältiges Abtasten der Landfläche festgestellt). Schon KORNFELD (1914) hat für *Salamandra maculosa* dieses Ereignis als feste Marke innerhalb der Metamorphose verwendet. Dabei ist aber hervorzuheben, dass es sich hier nicht um ein eigentliches Entwicklungsstadium handelt, sondern

TABELLE II.

Zustand der Kiemenrückbildung nach dem Anlandgehen.

Stadium I. Kiemen gefiedert, Kiemenspalten offen
II. » deutlich, » schwach verwachsen.
III. » rudimentär, » ganz verwachsen.

Zucht Nr.	Eiablage	Anzahl der Versuchstiere					
		im Dunkeln			am Licht		
		Stadien					
		I	II	III	I	II	III
1; 2	4.4.45	1	5	4	1	3	5
3; 4	19.4.45	3	3	3	1	6	3
5; 6 7; 8	22.4.45	12	4	3	1	7	10
9	23.4.45	—	—	5	—	—	4
10; 11 12; 13	9.5.45	11	4	2	4	4	4
Total		27	16	17	7	20	26

dass das Verlassen des Wassers vermutlich durch das Zusammenwirken verschiedener innerer und äusserer Faktoren zustande kommt. GASCHE (1939) weist bei *S. maculosa* ebenfalls auf die Komplexität dieses Vorganges hin, der nach DENNERT (1924) auf

die beginnende Lungenatmung, nach SCHAPER (1902) auf Sauerstoffmangel zurückzuführen sei. Das Anlandgehen bei *S. maculosa* folgt der 1. Häutung nach 1—2 Tagen mit Schwankungen bis zu 4—5 Tagen (GASCHE). *T. alpestris*-Kontrollen verliessen ebenfalls kurz nach der Häutung (1—2 Tage) das Wasser, wobei allerdings in meinen Versuchen in einem Fall eine Verspätung von 10 Tagen vorkam. Damit erschien mir der Wert dieses Fixpunktes als Vergleichsbasis vorerst etwas fraglich. Um diesen Metamorphose-Merkpunkt auf seine Brauchbarkeit hin zu untersuchen, habe ich deshalb die an Land gegangenen Tiere sofort fixiert und ihr Entwicklungsstadium bei Dunkel- und Helltieren in Tab. II zusammengestellt. Darnach scheint sowohl bei Dunkeltieren als auch bei Kontrollen in den meisten Fällen (Stad. II und III) das Anlandgehen in einem Zeitpunkt zu erfolgen, wo zumindest die Kiemenspalten zu verwachsen beginnen und von den Kiemen selbst nur noch undeutlich gefiederte Reste sichtbar sind. Dagegen zeichnet sich ein zwischen Dunkel- und Helltieren bestehender Unterschied (Stad. I) ab, indem bei ersteren eine weit grössere Anzahl noch mit offenen Kiemenspalten und gefiederten Kiemen das Wasser verlässt. Dieser in der Gesamtzahl sichtbar werdende Unterschied wird bei einem Vergleich der einzelnen Zuchten noch deutlicher. Doch spielt er offensichtlich für den Zeitpunkt des Anlandgehens keine grosse Rolle, da die hier getrennt aufgezeichneten Stadien in Wirklichkeit innerhalb weniger Tage aufeinander folgen. Ueberdies würde sich dieser Unterschied Dunkel-Hell erst auswirken, wenn die zuerst Anlandgehenden durchwegs Tiere mit offenen Kiemenspalten und deutlichen Kiemen, also die im Entwicklungsstadium Rückständigsten wären. Das trifft aber nicht zu. Sowohl bei Dunkel- als auch bei Kontrollzuchten können die Molche innerhalb der normalen Metamorphosezeit in jedem der angegebenen Kiemenausbildungsstadien das Wasser verlassen. Damit erreicht das Anlandgehen, wenn nicht als Entwicklungsstadium, so doch als zeitlich innerhalb enger Grenzen schwankender Fixpunkt eine für unsere Zwecke hinreichende Genauigkeit. Der Einfachheit halber soll im folgenden, wenn von Metamorphose gesprochen wird, dieser Zeitpunkt darunter verstanden werden.

Es wurden in zwei Laichperioden ca. 160 Tiere im Dunkeln aufgezogen, von denen an 134 der Zeitpunkt der Metamorphose untersucht und mit 125 Kontrolltieren am Licht verglichen wurde.

In der Tab. III sind die Versuchsergebnisse des Jahres 1945 zusammengestellt. Wenn die Versuchsserien 1944 auch das gleiche Resultat zeitigten, muss ich ihnen doch einen kleineren Wert beimessen, da, durch die auf Seite 408 erwähnte ungünstige Versuchsanordnung bedingt, nicht alle Dunkeltiere genau gleich alt waren wie ihre Kontrollen am Licht.

TABELLE III.

Vergleich des beim Anlandgehen erreichten Alters von Dunkeltieren und Kontrollen am Licht.

Versuche 1945.

Zucht H: Kontrolltiere am Licht.
» D: Dunkeltiere.
Zucht D 1-8 mit Kontrolle in schwachem roten Licht.
» 10-13 » » » » grünen »
» 9 in absoluter Dunkelheit.

Zucht	Eiablage	Anzahl Tiere	1. Tier metam. nach Tagen	½ der Tiere metam.	⅔ der Tiere metam.	letztes Tier metam.	Zucht-temp. Cels.
D 1;2	4.4.45	10	111	113	116	139	17,8
H 1;2	id.	10	110	113	120	133	17,2
D 3;4	19.4.45	10	94	112	122	149	18,7
H 3;4	id.	10	102	108	113	176	18,2
D 5-8	22.4.45	20	95	107	109	164	18,8
H 5-8	id.	20	94	99	101	130	18,3
D 9	23.4.45	8	94	105	111	180	18,8
H 9	id.	5	94	95	95	150	18,3
D 10-13	9.5.45	20	79	92	98	152	20
H 10-13	id.	20	79	89	96	163	19,3

Ein Vergleich der ersten metamorphosierenden Tiere zeigt folgendes Bild:

Das erste Dunkeltier ging nahezu um die gleiche Zeit an Land wie die ersten Kontrolltiere am Licht. Im besten Fall (Serie 9 absolute Dunkelheit, und Serie 10—13 Kontrolle grünes Licht) metamorphosierten Dunkel- und Helltiere am selben Tag, in zwei anderen Serien (1 und 2, 5-8) verliess das erste Helltier um 1, in Serie 3 und 4 das Dunkeltier um 8 Tage früher das Wasser. Der

Zeitpunkt der ersten metamorphosierenden Tiere kann natürlich noch kein rechtes Bild vom allgemeinen zeitlichen Verlauf der Metamorphose geben. Es wurden daher willkürlich zwei Zeitpunkte zum Vergleich des dabei erreichten Alters herausgegriffen. Der Moment, in dem die Hälfte der Versuchstiere das Wasser verlassen hat, ist bei Dunkeltieren in Serien 1—13 um 0—10 Tage später erreicht. Zwei Drittel der Tiere haben in einem Alter metamorphosiert, das bei Dunkeltieren in Serien 3—13 um 2 bis 16 Tage höher, in den Versuchen 1 und 2 um 4 Tage niedriger ist.

Eine Beurteilung der bis zur Metamorphose benötigten Zeit ist nur unter Berücksichtigung der dabei herrschenden Zuchttemperaturen möglich. Aus Tab. III geht die Abhängigkeit der Larvalzeit von der Temperatur deutlich hervor. Es war vorauszusehen, dass auch bei Dunkeltieren die bis zur Metamorphose benötigte Zeit umso kürzer ist, je höher die Zuchttemperatur liegt, d. h. je später im Jahr die Eiablage erfolgte. Während bei den Anfangs April abgelegten Eiern (D 1) die Entwicklung bis zur Metamorphose minimal 110 Tage benötigte, dauerte sie bei Mitte Mai abgelegten Eiern (D 10-13) minimal 79 Tage. Als Ursache für diese um ca. 30% verkürzte Entwicklungszeit kommt nur die Temperatur in Frage, da die übrigen Aufzuchtbedingungen konstant erhalten wurden. Diese Temperaturabhängigkeit der Entwicklungszeit wird, so selbstverständlich sie auch ist, bei einem Vergleich der Länge der Larvenzeit nicht in jedem Fall deutlich. Bei der relativ grossen Zeitspanne, innerhalb der die Tiere metamorphosieren und infolge der notwendigen Beschränkung auf eine geringe Anzahl Tiere müssen sich extreme Einzelfälle auf das Bild störend auswirken. Dementsprechend lassen die letzten metamorphosierenden Tiere auch keine Temperaturabhängigkeit mehr erkennen. Ihr aus den verschiedenen Serien ermitteltes Durchschnittsalter ergibt für Dunkeltiere 156, für Kontrollen 150 Tage.

Zur Verdeutlichung der angeführten Zahlen ist eine graphische Darstellung beigegeben (Abb. 6), aus deren Kurven die zeitliche Folge des Anlandgehens bei Dunkel- und Helltieren ersichtlich ist. Wie bereits aus den oben dargestellten Zahlen hervorgeht, decken sich die Kurven der Dunkel- und Helltiere nicht. Wenn auch der allgemeine Charakter der Kurven in beiden Fällen der gleiche ist, verändern sie doch in jeder Zucht ihre gegenseitige Lage. So kann die Kurve der Dunkeltiere der entsprechenden der Kontrolle

gegenüber entweder einen konstanten oder temporären Vorsprung, aber auch Rückstand aufweisen. Der in allen Versuchsserien feststellbare rasche Anstieg der Kurven weist darauf hin, dass es sich bei den zuerst an Land gegangenen Tieren nicht um Ausnahmefälle, sondern um Individuen handelt, die innerhalb der normalen Metamorphosezeit sich umwandeln und deshab für eine

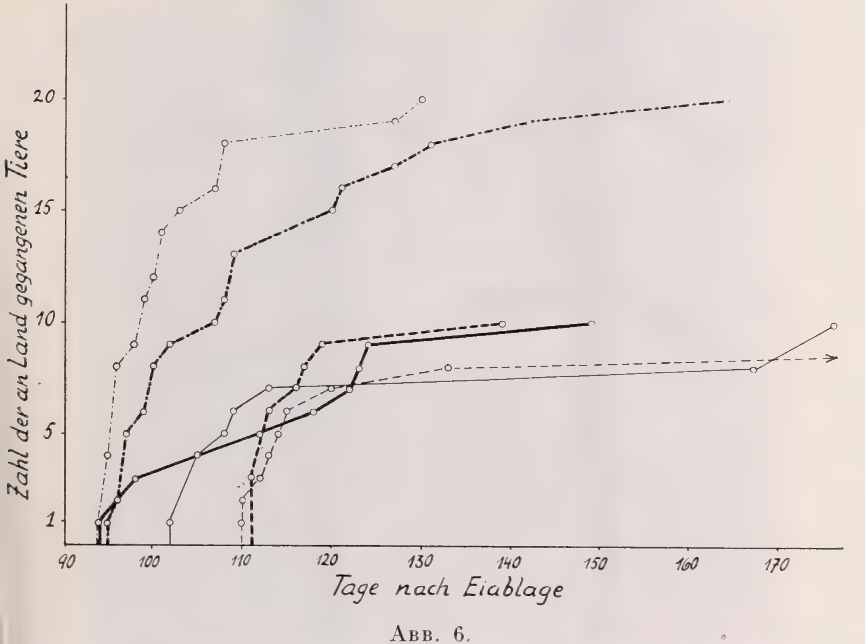


Abb. 6.

Der Ablauf des Anlandgehens von Dunkeltieren und Kontrolltieren am Licht.

Dunkeltiere	D 5-8,	Eiablage	22.4.45
Kontrollen	H 5-8	»	»
Dunkeltiere	D 3 u. 4	»	19.4.45
Kontrollen	H 3 u. 4	»	»
Dunkeltiere	D 1 u. 2	»	4.4.45
Kontrollen	H 1 u. 2	»	»

vergleichende Betrachtung sicher in Frage kommen. Der weitere Verlauf der Kurven ist dagegen nicht einheitlich. Es ist die Frage zu entscheiden, ob der Rückstand, den die Dunkeltiere gegenüber den Kontrollen am Licht in den erwähnten Zeitpunkten mehrheitlich aufweisen, eine Deutung im Sinne eines retardierenden Einflusses der Dunkelheit zulassen. Wie weit infolge willkürlich gewählten Zeitpunktes die besagten Unterschiede Zufallsergebnisse darstellen, kann aber erst beurteilt werden, wenn das Ausmass der

normalen Abweichung bekannt ist, die innerhalb Dunkel- oder Hellzuchten vorkommt. Bei einem Vergleich zwischen praktisch gleichaltrigen Tieren derselben Herkunft zeigen sich aber sowohl innerhalb der Dunkel- als auch der Hellzuchten Unterschiede, wie



Abb. 7.

Links: Kontrolltier am Licht (H 9); rechts: im Kasten aufgezogenes Dunkeltier (D 9) Zustand nach dem Anlandgehen. Vergr. 2,5 × (Lebendaufnahme; Narkose in 0,05% Chloreton).

sie zwischen Dunkel- und Helltieren festgestellt wurden. Dieses Resultat kam allerdings nicht überraschend, da die hier angewandte kurvenmässige Darstellung solche Abweichungen von Natur aus mit sich bringt, indem bereits durch kleine zeitliche Verschiebungen im Anlandgehen einzelner Tiere die Kurve einen

wesentlich anderen Verlauf nimmt. Die erwähnten Differenzen dürfen demnach nicht als Dunkel-Hell-Unterschiede gewertet werden.

Zum gleichen Schluss führt auch eine Betrachtung der stark verspätet metamorphosierenden Tiere, die nicht etwa in Dunkelzuchten, sondern vielmehr unter Kontrolltieren am Licht häufiger

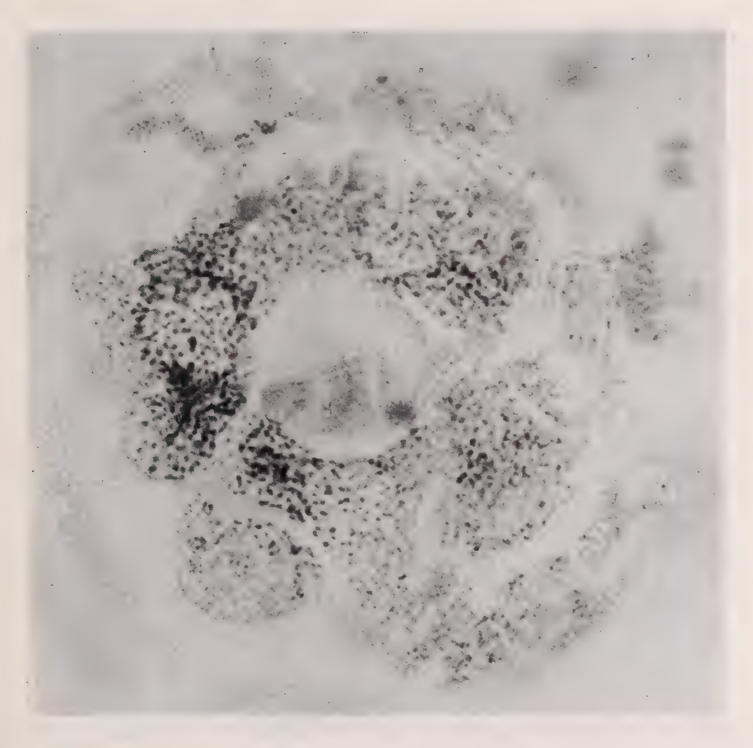


Abb. 8.

Melaninkörnchen aus einer Rückenpartie der bei der Häutung abgeworfenen Haut eines Dunkeltieres (D V, 1944). Alter: 21 ½ Monate. Vergr. 850×. Fix. Formol.

auftraten. In extremen Fällen zeigten solche Tiere neben dem sonst adulten Zeichnungsmuster lange Zeit (in zwei Fällen bis 8 Monate) neben kleinen Kiemenstummeln und offenen Kiemenspalten noch in Tätigkeit bleibende Kiemenreste, die, pigmentlos, nur aus Blutgefässen zu bestehen schienen. Infolge der Häufung solcher Fälle in Kontrollzuchten am Licht ist eine Mitbeteiligung des Lichtmangels an deren Zustandekommen unwahrscheinlich.

c) *Vergleich von an Land gegangenen Tieren.*

Mit dem Anlandgehen der Molche ist ein Stadium erreicht, in dem die Metamorphose zwar noch nicht vollständig abgeschlossen ist, äusserlich aber doch weitgehend eine Angleichung an die für das Landleben typische Erscheinungsform vorliegt.

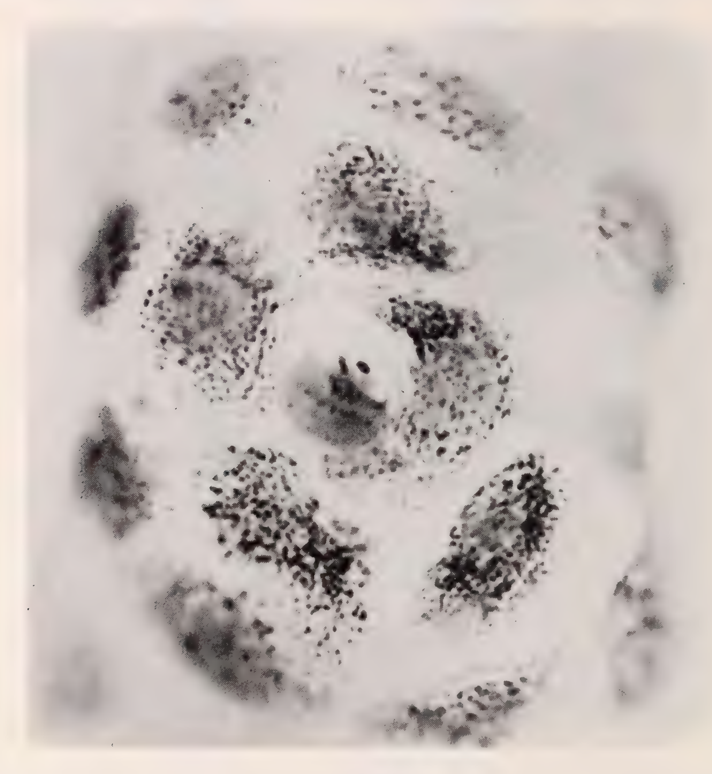


Abb. 9.

Entsprechendes Stück aus der abgeworfenen Haut eines Kontrolltieres am Licht (H V 1944). Alter: 22½ Monate. Vergr. 850 ×. Formol.

Für die ersten, der Metamorphose unmittelbar folgenden Wochen ist der bereits vor der 1. Häutung auftretende gelbe Nackenfleck charakteristisch (s. Abb. 7). Er ist auch bei Dunkeltieren in normaler Ausbildung erhalten. Dagegen zeigt sich hier, wie übrigens am ganzen Körper, der schon bei Larven festgestellte Helligkeitsunterschied. Nun lassen aber ans Licht verbrachte Dunkeltiere nach einigen Tagen eine den Helltieren nahe kommende

Nachdunklung erkennen, sodass sich der verzeichnete Unterschied wenigstens zum Teil innerhalb der Grenzen des normalen Farbwechsels zu bewegen scheint. Hingegen lässt die Untersuchung einer Rückenpartie der bei der Häutung abgeworfenen Haut erkennen, dass bei den Dunkeltieren die vorhandenen Melaninkörnchen weder in Form und Grösse, noch im Ausfärbungsgrad das bei



Abb. 10.

Ausschnitt aus dem Peritoneum eines an Land gegangenen Dunkeltieres (D 14). Alter: 90 Tage. Im Quadrat (= 1 mm²) 53 Melanophoren. Vergr. 70 ×.

Helltieren sichtbare Reifestadium erreichen, wie das in Abb. 8 und 9 für 22 Monate alte Tiere besonders deutlich zum Ausdruck kommt. Schliesslich deutet ein weiterer Befund darauf hin, dass auch die totale Melanophorenzahl bei Dunkeltieren nicht das normale Mass einhält. Das Peritoneum von Dunkeltieren ist nämlich ohne Ausnahme bedeutend schwächer pigmentiert als dasjenige von Kontrollen. Da sich im Peritoneum die Melanophoren in einer geringeren Anzahl vorfinden als in der Haut, konnte eine Auszählung vorgenommen werden. Ein Dunkeltier wies z. B. bei

relativ dunkler Pigmentierung auf einem 1 mm^2 messenden Ausschnitt des Peritoneums 53 Melanophoren auf, während sogar in einem ziemlich schwach pigmentierten Peritoneum eines Helltieres auf einer entsprechenden Fläche deren 100 gezählt wurden (s. Abb. 10 und 11).

Unter den von der Metamorphose betroffenen larvalen Bil-

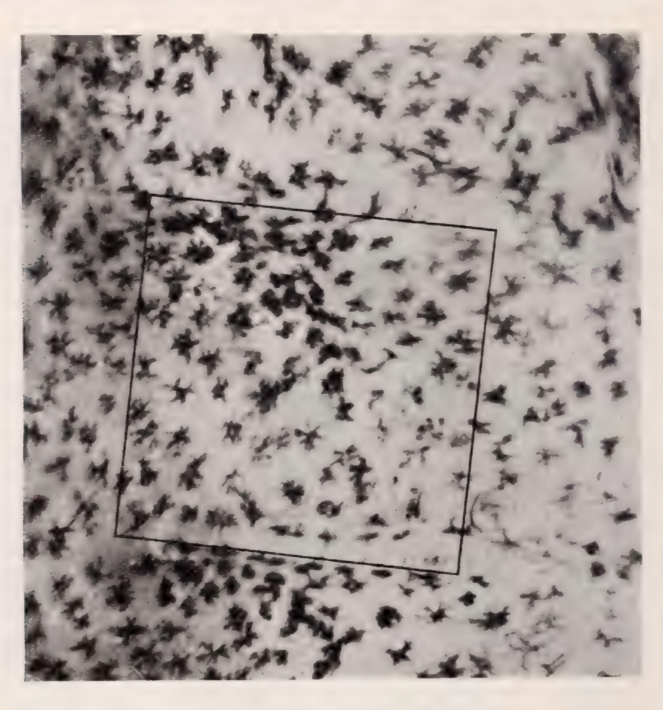


Abb. 11.

Entsprechender Ausschnitt (wie in Abb. 10) aus dem Peritoneum eines Kontrolltieres am Licht (H 14). Alter: 90 Tage. Im Quadrat: 100 Melanophoren.

dungen sind nach dem Anlandgehen die Kiemen in dem in Tab. II angegebenen Ausmass noch mehr oder weniger erhalten. Bei den in Abb. 7 dargestellten Tieren sind sie bereits weitgehend reduziert und nur noch als zäpfchenförmige Gebilde erkennbar. In Verbindung mit den bereits vollständig geschlossenen Kiemenspalten wird damit deutlich, dass sich die beiden abgebildeten Tiere im gleichen Metamorphose-Endstadium befinden. Doch darf aus den Seite 418 angeführten Gründen auch für die übrigen Dunkel- und Helltiere eine Uebereinstimmung im Metamorphosestadium

angenommen werden, was namentlich aus der histologischen Untersuchung der Schilddrüsen hervorgeht.

Das histologische Bild von Schilddrüsen an Land gegangener Dunkel- und Helltiere wird namentlich von zwei Erscheinungen beherrscht: von der äusserst reichen Durchblutung und dem fast völligen Fehlen von Kolloid. Die kleinen Follikel sind zum grössten Teil leer, sodass die Drüsenwände streckenweise kollabieren. Dagegen dominiert sowohl in den kleinen als auch in grösseren Follikeln, wo sich noch Kolloidreste befinden, das sehr hohe Drüsenepithel, dessen schmale zylindrische Zellen stark vakuolisiert sind und vereinzelt intrazelluläre Kolloidtröpfchen enthalten. Der Raum zwischen Kolloid und Drüsenepithel ist fast völlig von Kolloidvakuolen erfüllt, die z. T. auch noch die zentrale Kolloidmasse durchsetzen, womit der ganze Follikelraum ein schwammiges Aussehen gewinnt. Der weitgehende Kolloidmangel einerseits, sowie der Plasmareichtum des Drüsenepithels andererseits lassen erkennen, dass die Kolloidabgabe an die Blutbahn in diesen Schilddrüsen nahezu beendet ist und die eigentliche zentripetale Sekretionsphase eingesetzt hat. Ein Vergleich mit Schilddrüsen von Kontrolltieren am Licht zeigt in Bezug auf Durchblutung, Follikelinhalt und Epithelhöhe gleiche Verhältnisse, sodass daraus der funktionelle Gleichstand von Dunkel- und Helltier- Schilddrüsen abgeleitet werden kann.

Anhang.

Der Zeitpunkt der Metamorphose bei Rana temporaria.

Im Hinblick auf eine die Amphibien im allgemeinen umfassende Beurteilung der Versuchsresultate war es wissenswert, ob sich die an Urodelen gemachten Erfahrungen auch bei Anuren bestätigen lassen würden, deren Metamorphose, nach den bisher bekannten Untersuchungen zu schliessen, einer stärkeren Beeinflussung seitens der Umwelt zu unterliegen schien (Neben der Verzögerung der Metamorphose durch tiefe Temperatur auch Behinderung der Umwandlung nach Darbietung bestimmter Strahlensorten des Tageslichtes, Schnetzler 1874).

Zur Prüfung dieser Frage sowie zur Beurteilung früherer sich widersprechender Arbeiten wurde diese zusätzliche Untersuchung durchgeführt. Als Versuchstier verwendete ich *Rana temporaria*, von welcher aus zwei verschiedenen Höhenlagen Laich zur Aufzucht gelangte. Die

eine Eiablage, in Gefangenschaft, erfolgte von Tieren aus der Umgebung von Zürich, während der andere Laich, aus dem Freien, einer Höhenlage



ABB. 12.

Entwicklungsreihe von *Rana temporaria*. Obere Reihe: Kontrolltiere am Licht, untere Reihe: Dunkeltiere. Eiablage: 31.3.45, Zürich. 1: 7.4.45 — 7: 9.6.45. Fix. Bouin. Vergr. 1,5 ×.

entstammte, wo *R. temporaria* gelegentlich als Larve überwintert (Gotthard-Hospiz). Entsprechend der bei *T. alpestris* getroffenen Versuchsanordnung wurden die Eier sofort nach der Eiablage (bei dem vom Gotthard stammenden Laich wegen der Transportzeit erst im Gastrulastadium) in den Dunkelkasten verbracht. Als Nahrung dienten

abwechslungsweise Algen, tote Tiere und Milz. Jeden 2. Tag wurde das Wasser gewechselt und zugleich Futterreste entfernt. In Abb. 12 sind die in Abständen von 10 zu 10 Tagen fixierten Dunkel- und Kontrolltiere am Licht nebeneinander abgebildet. Daraus geht die bei allen Versuchstieren festgestellte Tatsache hervor, dass die Entwicklung auch im Dunkeln normal verläuft. Zur Erfassung des Metamorphosezeit-

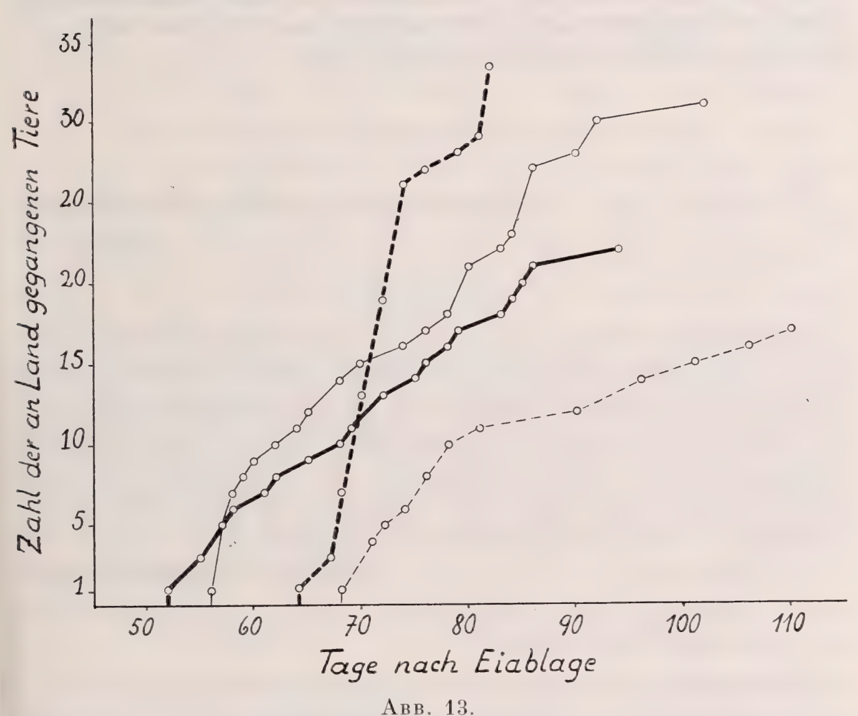


Abb. 13.

Rana temporaria. Der Ablauf des Anlandgehens von Dunkeltieren und Kontrolltieren am Licht.

Dunkeltiere	Zucht I	Eiablage	Zürich
Kontrollen		31.3.45	
Dunkeltiere	Zucht II	Eiablage	Gotthard-
Kontrollen		26.5.45	hospiz

punktes im Dunkeln fand wiederum der Moment des Anlandgehens Verwendung. Die zeitliche Folge dieses Vorganges in den einzelnen Zuchten ist in Abb. 13 an Hand von Kurven dargestellt, die ich folgendermassen beurteilen möchte:

In den beiden Zuchten verhalten sich die Dunkeltiere verschiedenartig. Während in der Zucht I die Dunkeltiere gegenüber den Kontrollen am Licht früher an Land gehen, scheinen sie in der Zucht II gegenüber den Helltieren im Rückstand zu sein. Im letzteren Fall kann allerdings aus den bereits früher (Seite 422) erwähnten Gründen nicht von einem

zeitlichen Unterschied gesprochen werden. Ebenso wenig darf für das von Zucht II stark abweichende Verhalten der Dunkeltiere und Kontrollen in Zucht I die Erklärung beigezogen werden, dass auf Grund der verschiedenen Herkunft der Tiere (Zürich—Gotthard) auch eine verschiedene Reaktionsnorm dem Licht gegenüber vorliege. Die in Zucht I im Dunkeln beschleunigte Entwicklung wird meines Erachtens damit in Zusammenhang stehen, dass durch zahlreiche absterbende Tiere, die den übrigen als Futter dienten, in der Dunkelzucht eine besonders reichliche Ernährung zustande kam.

B. Gonadenentwicklung.

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, wirkt sich die übergeordnete Stellung der Hypophyse unter anderem auch auf die Geschlechtstätigkeit aus. Nun hat Kleinschmidt (1937) festgestellt, dass sich die Gonaden männlicher Tiere von *T. vulgaris* nach Hypophysektomie wohl in männlicher Richtung differenzieren, aber in der Entwicklung stark gehemmt bleiben. Darnach scheint neben der Geschlechtstätigkeit auch die Gonadenentwicklung der Kontrolle der Hypophyse zu unterstehen. Wenn somit eine Lichtabhängigkeit der Sekretionstätigkeit der Hypophyse bestünde, müsste sie sich bei Dunkel- und Helltieren in Form einer unterschiedlichen Entwicklungsleistung manifestieren.

Um diese Frage zu beantworten, wurden die Geschlechtsorgane von *T. alpestris* in drei verschiedenen Altersstufen morphologisch und histologisch untersucht:

1. Alters-Stufe: Nach dem Anlandgehen, also kurz vor Beendigung der Metamorphose.
   Alter: 3—4 Monate.
2. » Stadium der Jungmolche.
   Alter: 9—11 Monate.
3. » Vorbrunststadium.
   Alter: 18—20 Monate.

Die makroskopische Untersuchung erstreckte sich zur Hauptsache auf die Messung der Gonadenlänge in den verschiedenen Altersstufen. Bei verschiedener Länge der beiden Gonaden eines Individuums wurde das Mass der längeren verwertet, die gewöhnlich die regelmässigere Gestalt aufwies. Um dem dreidimensionalen Wachstum der Gonaden gerecht zu werden, müssten eigentlich die

Volumina der Gonaden von Dunkel- und Helltieren miteinander verglichen werden. Ein Blick auf die Gestaltsverhältnisse, namentlich der Ovarien, zeigt, dass eine auch nur annähernde Volumenberechnung äusserst schwierig wäre. Wohl würden solche Raummasse ein besseres Bild von der Grössenentwicklung der Ovarien und Hoden geben, als es die einfachen Längenmasse vermitteln. Für einen Vergleich zwischen gleich alten Tieren können diese aber trotzdem brauchbar sein, sofern sie im Zusammenhang mit der histologischen Differenzierung betrachtet werden. Zum Vergleich können solche Masse im allgemeinen nur herangezogen werden, wenn sie zur Körperlänge der Tiere in Beziehung stehen. Diese prozentuale Gonadenlänge (KLEINSCHMIDT, 1934), ausgedrückt in der Formel:

$$\frac{\text{Gonadenlänge} \times 100}{\text{Körperlänge}}$$

macht es erst möglich, die Gonadenlänge zweier verschieden langer Tiere miteinander zu vergleichen. Es sei in diesem Zusammenhang ausdrücklich darauf hingewiesen, dass es sich bei diesen Zahlen um Längenmasse fixierter Tiere handelt, die somit keine natürlichen Grössenverhältnisse mehr aufweisen. Für einen Vergleich zwischen gleich behandelten Tieren dürfte diese Tatsache hingegen keine Fehlerquelle darstellen.

1. *Alters-Stufe: Nach dem Anlandgehen.*

Gestalt und Färbung der vor Beendigung der Metamorphose stehenden Tiere wurden im Zusammenhang mit der Metamorphose eingehend besprochen (S. 424). Bereits in diesem Alter können Ovarien und Hoden auf Grund ihres morphologisch und histologisch verschiedenen Ausbildungszustandes voneinander unterschieden werden.

Die Hoden, in den letzten Larvenstadien noch fadenförmige Leisten, wachsen bei zeitlich normal metamorphosierenden Tieren meist zu bandförmiger, craniad und caudad sich verjüngender Form aus (s. Abb. 14). Dunkel- und Helltiere mit verlängerter Larvenzeit können dagegen bereits eine caudale Verdickung der Hoden aufweisen, sodass in Verbindung mit dem kopfwärts gelegenen fadenartigen Teil eine spindelförmige Gestalt der Gonaden zustande kommt.

Die Form der Ovarien variiert sehr stark. Im allgemeinen stellen sie abgeflacht bandförmige Gebilde dar, die durch Ein-

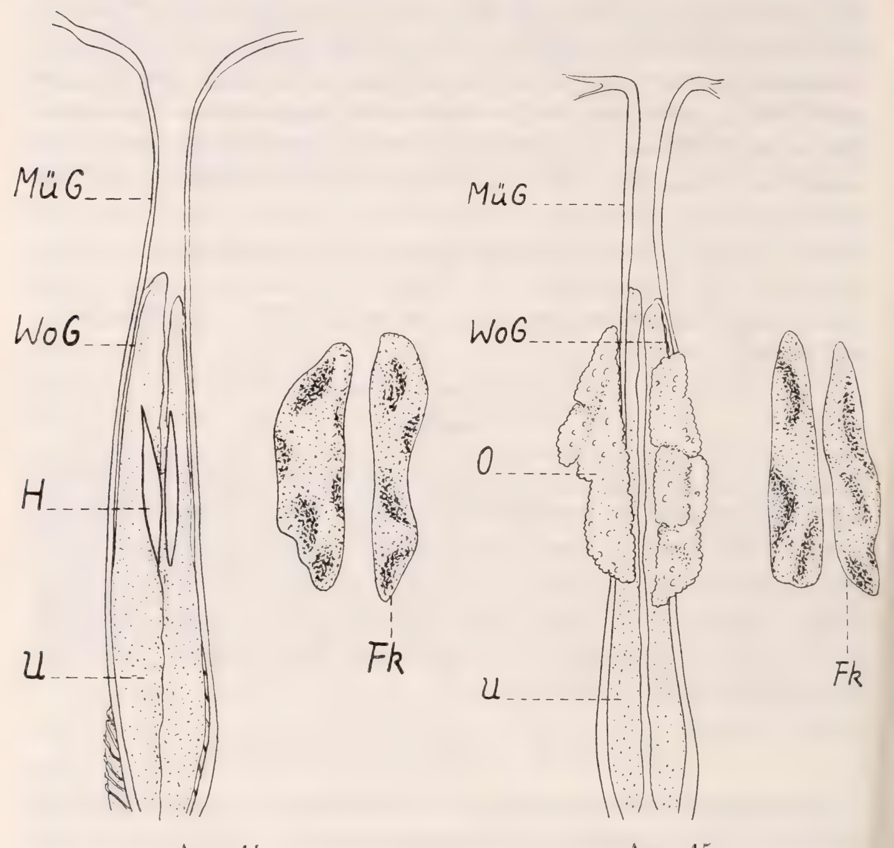


Abb. 14.

Gonaden eines an Land gegangenen männlichen Dunkeltieres (D VI 1944). Fk = Fettkörper, H = Hoden, MüG = Müller'scher Gang, U = Urniere, WoG = Wolff'scher Gang. Alter 125 Tage. Fix. Susa. Vergr. 8 .

Abb. 15.

Gonaden eines an Land gegangenen weiblichen Dunkeltieres (D VI 1944). O = Ovar, übrige Bezeichnungen und Angaben s. Abb. 14.

schnitte und lappige Einbuchtungen eine unregelmässige Umrissform erhalten (s. Abb. 15).

Sie werden in Länge und Breite meistens nur um ein Geringes von den sie überdeckenden Fettkörpern überragt, wogegen die Hoden in der Länge, vor allem aber in Breite und Dicke den Fettkörpern gegenüber bedeutend unterlegen sind.

Gonadengrösse (s. Tab. IV).

Ein Vergleich der *absoluten* H o d e n - länge zeigt bei Dunkeltieren dieses Alters eine Schwankung zwischen 1,2 mm und 4,6 mm, bei Kontrollen am Licht zwischen 1,8 mm und 4,1 mm. Dabei stehen diese Werte aber in keiner Relation zur Gesamttierlänge in dem Sinne, dass grosse Tiere regelmässig auch grosse Gonaden aufweisen; Maximal- und Minimalwerte stehen in der Reihen-

Tabelle IV.

Absolute und relative Gonadenlänge im Alter von 3—4 Monaten.

$\bar{x}$ = Mittelwert
$\triangle x$ = Differenz der Mittelwerte
s = Streuung
N = Zahl der Tiere
P = Zufälligkeitswert

($P < 0{,}05$: Differenz statistisch gesichert
$P > 0{,}05$: Differenz nur als zufällig zu bewerten)*

	T. alpestris — Männchen						*T. alpestris* — Weibchen					
	Dunkeltiere			Kontrollen			Dunkeltiere			Kontrollen		
	Körp. lge.	Gonadenlge. absol.	Gonadenlge. relat.	Körp. lge.	Gonadenlge. absol.	Gonadenlge. relat.	Körp. lge.	Gonadenlge. absol.	Gonadenlge. relat.	Körp. lge.	Gonadenlge. absol.	Gonadenlge. relat.
	mm	mm	%	mm	mm	%	mm	mm	%	mm	mm	%
$\bar{x}$	38,7	2,7	6,9	35,2	2,7	7,7	37,9	4,0	10,5	36,2	3,8	10,6
s	12,6	0,9	2,3	2,0	0,6	1,7	2,8	0,7	1,6	1,5	0,7	1,9
N	33			25			26			25		

	Unterschiede Dunkeltiere — Kontrollen			Unterschiede Dunkeltiere — Kontrollen		
	Körperlänge	Gonadenlänge absolut	Gonadenlänge relativ	Körperlänge	Gonadenlänge absolut	Gonadenlänge relativ
$\triangle x$	3,5	0	0,8	1,7	0,2	0,1
P	< 0,001	—	> 0,1	< 0,02	> 0,25	—

* Berechnet nach Linder (1945).

folge zunehmender Tierlänge nahe nebeneinander. Somit dürfen auch die Durchschnittswerte der absoluten Gonadenlänge miteinander verglichen werden. Hier zeigt sich jedoch eine vollständige Uebereinstimmung in der durchschnittlichen Grösse zwischen Dunkeltier- und Kontrolltiergonaden (je 2,7 mm).

Dasselbe lässt sich in nahezu gleichem Ausmass auch für Ovarien von Dunkel- und Helltieren sagen (4,0 mm und 3,8 mm). Nur sind hier, der grösseren Masse der Ovarien entsprechend, die absoluten Werte grösser. Sie liegen bei Dunkeltieren zwischen 3,0 mm und 6,1 mm, bei Kontrollen am Licht zwischen 2,4 mm und 4,9 mm.

Vergleicht man die Mittelwerte der relativen Gonadenlänge von Dunkel- und Kontrolltieren miteinander, so stimmen sie bei Ovarien nahezu vollständig überein, wogegen bei der relativen Hodenlänge ein kleiner Unterschied besteht, der aber, wie die übereinstimmenden Durchschnittswerte der absoluten Hodenlänge zeigen, allein durch die unterschiedliche Körperlänge der Dunkel- und Helltiere bedingt wird.

Ob diesem Gleichstand der Grössenentwicklung auch eine Uebereinstimmung im Differenzierungsgrad der Dunkeltier- und Kontrolltier- Gonaden entspricht, muss die histologische Untersuchung entscheiden.

Die Hoden von Dunkel- und Helltieren enthalten in diesem Alter ausschliesslich Spermatogonien. Ihre Kerne zeigen polymorphe Gestalt, von zweilappiger bis zu vielfach zergliederter Form variierend. In letzterem Fall fehlt dann gewöhnlich eine scharfe Abgrenzung gegenüber dem Plasma. Diese von einem Kranz von Follikelzellen umgebenen Spermatogonien sind noch nicht differenziert. Erst mit dem Anschwellen des caudalen Hodenteils, was mit zunehmendem Alter erfolgt, treten die ersten Spermatogonien-Teilungen auf.

Die Ovarien sind den Hoden nicht nur an Masse überlegen, sondern weisen diesen gegenüber bereits eine in weiblicher Richtung fortgeschrittene Differenzierung auf. Ihre Keimzellen stellen sich als junge, in Wachstum begriffene Oocyten dar, deren relativ grosse Kerne häufig „Lampenbürsten"- Chromosomen aufweisen. Nur vereinzelt, sowohl bei Dunkel- als auch bei Kontrolltieren sind an der Peripherie noch Oogonien und jüngste Oocyten nachweisbar. Auf die schmale, die Ovarien der Länge nach durch-

ziehende Höhlung sei in diesem Zusammenhang nur ergänzend hingewiesen.

Somit stimmen die Ovarien und die Hoden von Dunkeltieren auch im histologischen Aufbau mit den Gonaden von Kontrolltieren am Licht überein. Es soll noch besonders vermerkt werden, dass Grösse und Differenzierung der Gonaden nicht vom Zeitpunkt der Metamorphose abhängig ist; verspätet metamorphosierende Tiere zeigen denselben Stand der Geschlechtsentwicklung wie gleichaltrige, längst metamorphosierte.

Geschlechtsausführgänge.

Die Müller'schen Gänge sind bei Dunkel- und Helltieren in beiden Geschlechtern gleich ausgebildet, befinden sich somit in einem indifferenten Stadium. Als auf der ganzen Länge fast gleichförmig dünne, in frischen Zustand schwach durchsichtige Fäden, verlaufen sie zunächst parallel zur Körperachse bis zur cranialen Spitze der Urniere und münden dann, diese lateral umschliessend, getrennt in den Enddarm ein. Am cranialen Ende biegen die Müller'schen Gänge nach aussen um und laufen am Ort des später sich bildenden Ostium tubae allmählich aus.

Die Wolff'schen Gänge liegen den Müller'schen Gängen vom Enddarm bis zur cranialen Nierenspitze an und biegen hier in diese ein. Auch dieser Ausführgang präsentiert sich als gleichmässig dünner Faden in beiden Geschlechtern in derselben Gestalt und Grösse, ohne bei Dunkeltieren andere Verhältnisse zu zeigen als bei Kontrollen (s. Abb. 14).

2. *Alters-Stufe: Stadium der „Jungmolche".*

Aeusseres. In diesem Alter ist der gelbe Nackenstreifen verschwunden, der für wenige Wochen (nach der Metamorphose) alte Jungtiere von *T. alpestris* charakteristisch ist. Die Tiere erreichen damit in Färbung und Zeichnung ein an geschlechtsreife Weibchen erinnerndes Aussehen, ohne aber deren Netzmuster deutlich ausgeprägt zu zeigen.

Gonaden. Abgesehen davon, dass die Hoden nun allgemein eine spindelförmige Gestalt aufweisen, haben sich in der äusseren Gestalt der Gonaden keine grundlegenden Aenderungen vollzogen. Dagegen sind sie absolut und relativ zur Körperlänge grösser

geworden (s. Tab. V). Ausserdem beginnt sich eine direkte Proportionalität zwischen Körpergrösse und Gonadengrösse abzuzeichnen, die aber erst an einer grösseren Tierzahl deutlich in Erscheinung treten dürfte. Während die Durchschnittswerte der absoluten Gonadenlänge bei Dunkel- und Helltieren gut übereinstimmen,

Tabelle V.

Absolute und relative Gonadenlänge im Alter von 9-11 Monaten.

Bezeichnungen siehe Tabelle IV.

	T. alpestris — Männchen						*T. alpestris* — Weibchen					
	Dunkeltiere			Kontrollen			Dunkeltiere			Kontrollen		
	Körp. lge.	Gonadenlge. absol.	Gonadenlge. relat.	Körp. lge.	Gonadenlge. absol.	Gonadenlge. relat.	Körp. lge.	Gonadenlge. absol.	Gonadenlge. relat.	Körp. lge.	Gonadenlge. absol.	Gonadenlge. relat.
	mm	mm	%	mm	mm	%	mm	mm	%	mm	mm	%
	46,3	4,1	8,8	39,0	4,5	11,5	44,2	5,7	12,8	37,2	5,0	13,4
	46,4	4,7	10,1	42,9	3,5	8,1	45,6	5,8	12,7	52,2	6,3	12,0
	47,3	4,0	8,4	46,3	6,0	12,8	48,2	6,1	12,6	52,8	5,7	10,8
	54,0	5,5	10,1	55,6	4,5	8,0	48,7	6,2	12,7	54,0	7,9	14,6
$\bar{x}$	48,5	4,6	9,3	45,9	4,6	10,1	46,6	5,9	12,7	49,0	6,2	12,7
s	3,7	0,7	0,9	6,9	1,0	2,4	2,1	0,4	0,1	6,9	1,2	1,6

	Unterschiede Dunkeltiere — Kontrollen			Unterschiede Dunkeltiere — Kontrollen		
	Körperlänge	Gonadenlänge absolut	Gonadenlänge relativ	Körperlänge	Gonadenlänge absolut	Gonadenlänge relativ
$\triangle x$	2,6	0	0,8	2,4	0,3	0
P	>0,5	—	>0,5	>0,6	>0,6	—

bleibt auch in diesem Alter, wie schon bei 3—4 Monate alten Tieren, die *relative* Hodenlänge von Dunkeltieren hinter derjenigen von Kontrolltieren am Licht zurück, was wiederum auf die unterschiedliche Körperlänge von Dunkel- und Helltieren zurückzuführen ist.

Auf Grund der histologischen Untersuchung gewinnt man den Eindruck, dass der Differenzierungsgrad der

Gonaden von Dunkeltieren und Kontrollen am Licht derselbe ist; in den Ovarien lassen sich wachsende Oocyten in ungefähr gleicher Grösse und Ausgestaltung nachweisen, während die Hoden im Stadium der 2. und 3. Spermatogonienteilungen stehen. In einem Fall (11 Monate altes Helltier) waren bereits Spermatocyten 1. Ordnung vorhanden.

Die Fettkörper haben im Verhältnis zur Gonadengrösse etwas an Mächtigkeit eingebüsst. Doch ist ihre Masse im Vergleich mit derjenigen der Hoden immer noch bedeutend, wenn sie auch den Ovarien gegenüber kaum mehr überwiegt.

Geschlechtsausführgänge. Unter dem Einfluss des verstärkten Längenwachstums beginnen sich die Müller'schen Gänge in Windungen zu legen. Und zwar sind die ersten Windungen meistens zuerst im cranialen, kurz vor der Nierenspitze gelegenen Teil zu beobachten. Als abnormales Verhalten muss die in weiblicher Richtung gehende Ausbildung der Müller'schen Gänge beiMännchen betrachtet werden, worauf später noch einmal zurückzukommen sein wird. Der Wolff'sche Gang ist im Verhältnis zum Müller'schen Gang noch dünn und bleibt in der ursprünglichen Lage neben diesem erhalten.

3. *Alters-Stufe: Vorbrunststadium.*

Aeusseres. Für die Wahl des Zeitpunktes, in dem der Zustand der Geschlechtsreife bei Dunkel- und Helltieren miteinander verglichen werden sollte, war die äussere Erscheinung massgebend. Nachdem sich bei den ersten männlichen Kontrolltieren am Licht die Ausbildung der charakteristischen sekundären Geschlechtsmerkmale abzuzeichnen begann, wurden diese Kontrollen zusammen mit Dunkeltieren untersucht. Als bedeutsamste Tatsache liess sich feststellen, dass in der Ausbildung dieser Merkmale Dunkeltiere kaum von den Kontrollen am Licht unterschieden werden konnten (s. Abb. 16 und 17). Das betrifft einmal den für geschlechtsreife Männchen typischen gelb- und schwarz getupften Rückenkamm, der allerdings in diesem Alter erst in Auffaltung begriffen ist. Der bei vollausgewachsenen Männchen im Hochzeitskleid besonders ausgeprägte blaue Streifen an der Grenze zwischen schwarz gefleckter Seite und Bauchwand sowie die bläuliche Tönung der ganzen Rückenseite fehlt in diesem Alter,

sowohl bei Dunkeltieren, als auch bei Licht-Kontrollen. Des weiteren ist anstatt einer Orange-Farbe der Bauchseite nur eine gelbe Färbung zustande gekommen. Es handelt sich in letzterem



Abb. 16.

Männliches Dunkeltier bei Beginn der Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale. (DIII 1944). Alter: 18 Monate. Vergr. 1,4 × (Lebendaufnahme, Narkose in 0,1% Chloreton).

Fall um eine aufzuchtbedingte Erscheinung (einseitige Ernährung), da Freitiere bereits nach der Metamorphose die für *T. alpestris* charakteristische Orangefärbung aufweisen. Die mit je einem



Abb. 17.

Männliches Kontrolltier. am Licht aufgezogen (H IX 1944). Alter: 18 Monate. Vergr. 1,4 ×.

grossen schwarzen Flecken gezeichneten Kloakenwülste sind kräftig entwickelt und lassen auf ihrer Oberfläche die bekannten kleinen Höcker erkennen. Hingegen fehlen die bei brünstigen Männchen ausgebildeten fadenförmigen Papillen am Hinterende der Kloakenwülste.

Dem Zeichnungsmuster von im Freien gefangenen geschlechtsreifen Weibchen entspricht am ehesten das Bild des Kontrolltieres von Abb. 18. Die Ausbildung dieses netzartigen Musters ist jedoch ausserordentlich variabel, wie bei einem Vergleich einer grösseren Anzahl im Freien gefangener Weibchen festgestellt werden kann. Das in den beiden abgebildeten Exemplaren in Erscheinung tretende abweichende Verhalten der dunkeln Flekken, beim Dunkeltier zu grösseren Streifen zusammengeschlossen, beim Helltier eine netzförmige Zeichnung bildend, ist daher nicht typisch und darf somit nicht als Dunkel-Hell-Unterschied gewertet werden.



Abb. 18.
Links: weibliches Dunkeltier (D IV 1944), Alter: 17½ Monate; rechts: weibliches Helltier, Alter: 18½ Monate. Vergr. 1,2× (Lebendaufnahme).

Zusammenfassend lässt sich über die Ausbildung des adulten Farb- und Zeichnungsmusters von Dunkel- und Helltieren im Alter von 18—20 Monaten folgendes sagen:

Von jenen Merkmalen abgesehen, die noch in Ausbildung begriffen sind, entsprechen die Tiere in ihrem Aeusseren annähernd geschlechtsreifen, nicht in der Brunst stehenden Wildtieren von *T. alpestris*. Von einem eigentlichen Hochzeitskleid kann dagegen im Alter, da die Untersuchung der Gonaden vorgenommen wurde, weder bei Dunkel- noch bei Kontrolltieren am Licht gesprochen werden.

G o n a d e n . Im Gegensatz zu den vorangegangenen Altersstufen sind in diesem Alter die männlichen Tiere im Durchschnitt nicht grösser, sondern etwas kleiner als die Kontrollen am Licht. (Tab. VI.) Bei der beträchtlichen Grössenschwankung zwischen

TABELLE VI.

Absolute und relative Gonadenlänge im Alter von 18—20 Monaten.

Die mit * bezeichneten Zahlen betreffen Tiere, die temporär unter anderen Bedingungen standen, d.h. Dunkeltiere am Licht, Kontrolltiere im Dunkeln.

T. alpestris — Männchen						*T. alpestris* — Weibchen					
Dunkeltiere			Kontrollen			Dunkeltiere			Kontrollen		
Körp. lge.	Gonadenlge. absol.	Gonadenlge. relat.	Körp. lge.	Gonadenlge. absol.	Gonadenlge. relat.	Körp. lge.	Gonadenlge. absol.	Gonadenlge. relat.	Körp. lge.	Gonadenlge. absol.	Gonadenlge. relat.
mm	mm	%	mm	mm	%	mm	mm	%	mm	mm	%
*56,5	3,0	5,3	*56,1	5,8	10,3	*64,2	11,9	18,5	64,0	10,1	15,7
57,3	2,5	4,3	63,7	6,1	9,5	68,1	11,8	17,3	65,6	12,9	19,6
*58,1	2,8	4,8	63,8	4,4	6,9	76,2	13,2	17,3	73,8	11,3	15,3
*62,0	4,9	7,9	73,6	9,2	12,5	*82,2	13,5	16,4	74,2	14,5	19,5
64,4	4,8	7,4									
67,0	6,5	9,6									
70,5	5,8	8,2									
$\bar{x}$ 62,2	4,3	6,7	64,3	6,3	9,8	72,6	12,6	17,3	69,4	12,2	17,5
s 5,3	1,5	2,0	7,1	2,0	2,3	7,4	1,5	1,2	5,3	1,9	2,3

Unterschiede Dunkeltiere — Kontrollen			Unterschiede Dunkeltiere — Kontrollen		
Körperlänge	Gonadenlänge absolut	Gonadenlänge relativ	Körperlänge	Gonadenlänge absolut	Gonadenlänge relativ
Δx 2,1	2,0	3,1	3,2	0,4	0,2
P >0,5	>0,1	<0,05	>0,5	>0,7	—

den einzelnen Individuen und der kleinen Tierzahl mag dies ein Zufallsresultat darstellen und dies umso eher, als die weiblichen Dunkeltiere dieses Alters immer noch einen Grössenüberschuss aufweisen. Auf jeden Fall geht aber aus den bei männlichen Dunkeltieren niedrigeren Durchschnittswerten der r e l a t i v e n wie der

a b s o l u t e n Gonadenlänge hervor, dass die Hoden von Dunkeltieren in diesem Alter durchschnittlich kleiner sind als diejenigen von Kontrollen am Licht. Zur Beurteilung dieses Befundes sowie zur Erfassung des Reifezustandes der Hoden muss das h i s t o - l o g i s c h e B i l d herangezogen werden.

Auf Hodenlängsschnitten sind bei Dunkel- und Helltieren übereinstimmend Bündel mit reifen Spermien erkennbar (s. Abb. 19

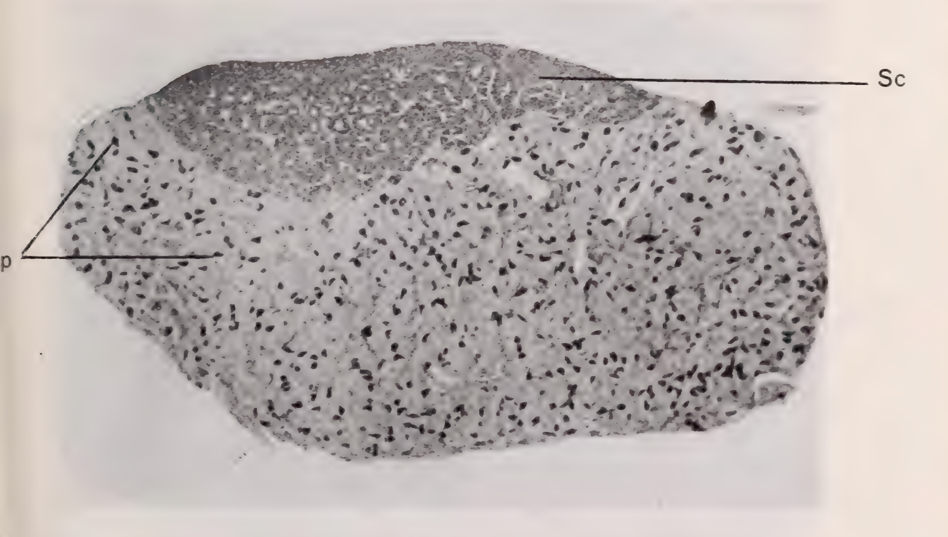


ABB. 19.

Längsschnitt durch den Hoden eines Dunkeltieres (D III 1944. Abb. 16). Sc = Spermatocyten 1. Odg. Sp = Reife Spermien. Bouin. Hämalaun-Eosin. Verg. 27 ×.

und 20). Daneben treten bei den Hoden der einzelnen Tiere in verschiedener Ausdehnung Bezirke auf, die noch Spermatocyten 1. und 2. Ordnung enthalten. Diese Orte andauernder Spermiogenese liessen sich in den meisten Fällen bei Dunkel- und Helltieren auch makroskopisch als leicht gelbliche, auf der dem Fettkörper benachbarten Hodenseite sich von Pol zu Pol erstreckende Vorwölbungen erkennen. Da die Grösse des von reifen Spermienbündeln eingenommenen Teiles der Hodenschnittfläche als Masstab für den Zustand der Geschlechtsreife gelten kann, haben diese Dunkeltier-Hoden ein deutlich fortgeschritteneres Reifestadium erreicht als die Gonaden von Kontrolltieren am Licht (vgl. Abb. 19

und 20). Sofern angenommen werden darf, dass die Grössenausbildung der männlichen Gonaden im Dunkeln ganz allgemein eine Hemmung erfährt, könnte dies eventuell als eine Ursache für die bei Dunkeltieren frühzeitigere Differenzierung bezeichnet werden.

Die Ovarien von Dunkeltieren und Kontrollen am Licht unterscheiden sich in der durchschnittlichen absoluten und rela-

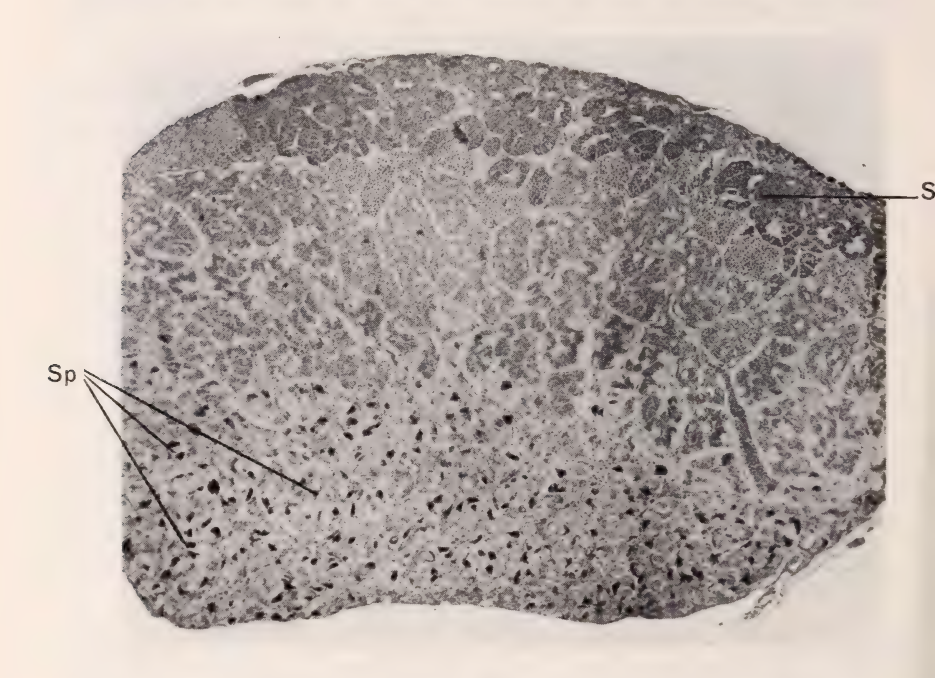


Abb. 20.
Längsschnitt durch den Hoden eines Kontrolltieres am Licht (II IX 1944, Abb. 17) Bezeichnungen und Angaben s. Abb.19.

tiven Länge nur geringfügig voneinander. Selbst unter Berücksichtigung der Tatsache, dass ein Längenmass die Volumenverhältnisse vor allem des Ovars nicht genau widerspiegeln kann, erscheint die Aufnahme dieser Zahlen in die Tab. VI berechtigt, nachdem bei der zerklüfteten Form der Ovarien zum vornherein nur ein grober Grössenvergleich in Frage kommen konnte. Ausserdem war in Zusammenhang mit dem eingangs erwähnten Problem der Geschlechtsreife bei Dunkeltieren ohnehin auf die histologische Differenzierung das Hauptaugenmerk zu richten. Der Reifezustand der Ovarien, der u. a. mit der Zahl der pigmentierten Eier erfasst

werden kann, variiert in diesem Alter bei Dunkel- und Kontrolltieren sehr stark; gleich alte Hell- wie Dunkeltiere können sehr viele (Abb. 21), aber auch nur vereinzelt pigmentierte Eier aufweisen. Wenn auch die Zahl der mir zur Verfügung gestandenen weiblichen Tiere wegen des stark schwankenden Reifezustandes



Abb. 21.

Links: Ovar eines Helltieres (H II 1944). Alter: 19½ Monate. Rechts: Ovar eines Dunkeltieres (D. IV 1944). Alter: 18 Monate. O = jüngere Oocyten. E = pigmentierte Eier. Bouin Vergr. 5 ×.

der Ovarien keinen genauen Rückschluss auf das für dieses Alter typische Reifestadium erlaubt, darf wenigstens die für unsere Fragestellung wichtige Tatsache hervorgehoben werden, dass im Alter von 18 Monaten die am weitesten entwickelten Ovarien von Dunkeltieren in Zahl, Grösse und cytologischem Aufbau der pigmentierten Eier mit den reifsten Kontrolltier-Ovarien übereinstimmen (Abb. 22 und 23).

Fettkörper. Mit dem Entwicklungszustand der Gonaden

steht die Ausbildung des Fettkörpers insofern in Zusammenhang, als wenig differenzierte Gonaden einen an Masse dominierenden Fettkörper aufweisen, während bei den in der Reife fortgeschrittensten Hoden die Fettkörper diesen nur noch als schmale Bänder seitlich anliegen. Hingegen ist der zwischen Dunkel- und Helltier-Hoden sichtbare Unterschied im Differenzierungsgrad offenbar zu klein, um sich auch in einer unterschiedlichen Fettkörpergrösse zu manifestieren.

Geschlechtsausführgänge. Nach den Feststellungen von DE BEAUMONT (1933) sollen von den Gonaden ausgehende

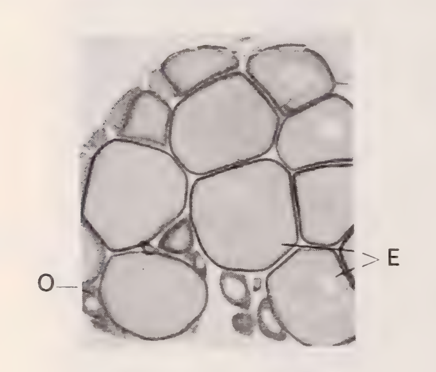


ABB. 22.

Längsschnitt durch das Ovar eines 18 Monate alten Dunkeltieres (DIV 1944, s. Abb. 21). O = jüngere Oocyten, E = pigmentierte Eier. Bouin, Hämalaun - Eosin. Vergr. 25 ×.

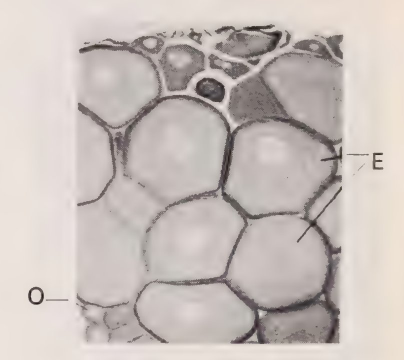


ABB. 23.

Längsschnitt durch das Ovar eines 19½ Monate alten Kontrolltieres am Licht (H II 1944, Abb. 21). Bezeichnungen und Angaben s. Abb. 22.

Stoffe den Ausbildungsgrad der Geschlechtsausführgänge bestimmen und zwar in dem Sinne, dass der dem Geschlecht entsprechende Leiter eine Förderung erfährt, während der andere unbeeinflusst bleibt. Auf Grund des vorgängig erwähnten Reifezustandes der am weitesten entwickelten Dunkeltier-Ovarien kann demnach die Tatsache nicht überraschen, dass die Ovidukte normale, d. h. geschlechtsreifen Freitieren nahekommende Ausbildung zeigen. Dem normalen Verhalten widersprechend erscheint dagegen die Weiterentwicklung der Müller'schen Gänge in männlichen Dunkel- und Helltieren. Erste Anzeichen dieser Abnormität lassen sich schon an verspätet metamorphosierten Tieren erkennen. Die bereits bei 9–11 Monate alten Tieren besprochene Dicken- und

Längenzunahme erreicht bei 18—20 Monate alten Individuen ein solches Ausmass, dass die Ovidukte der Männchen in einzelnen Fällen denjenigen von geschlechtsreifen Weibchen nahekommen (Abb. 24). Diese Erscheinung ist allerdings für das hier untersuchte Problem Dunkel-Hell ohne Bedeutung; denn die Abwesenheit von Licht hat am Zustandekommen dieser Abweichung keinen Anteil. Ihre mögliche Entstehungsursache soll trotzdem später in anderem Zusammenhang diskutiert werden.

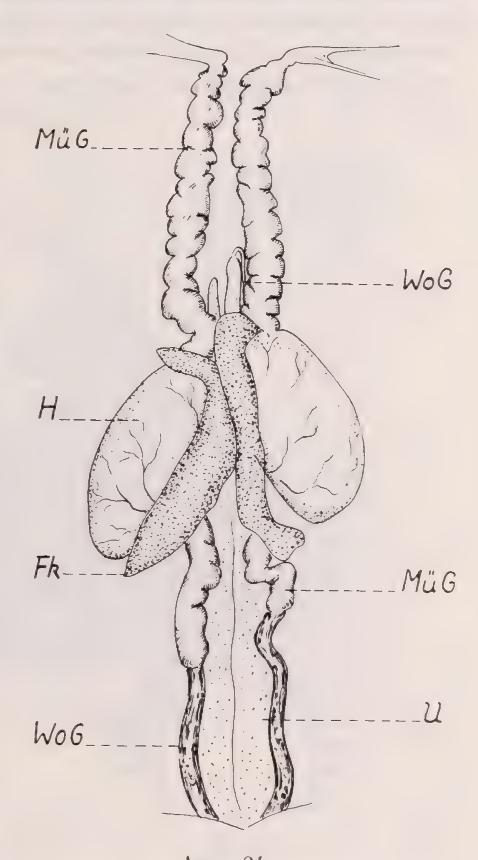


Abb. 24.

Urogenitalorgane eines männlichen Dunkeltieres (D III 1944, Abb. 16). Alter: 18 Monate. Fk = Fettkörper, H = Hoden, MüG = Müller'scher Gang, z. T. unter dem Wolff'schen Gang verlaufend und abnorm ausgebildet, U = Urniere, WoG = Wolff'scher Gang. Bouin. Vergr. 6 ×.

Die Wolff'schen Gänge sind bei weiblichen Dunkel- und Helltieren normal ausgestaltet. Sie beginnen am cranialsten Teil der Geschlechtsniere, in die sie bogenförmig einmünden und ziehen als kaum sichtbare dünne Fäden dem lateralen Nierenrand eng anliegend zur Kloake, nachdem sie vorher die aus der Sekretniere kommenden Harnkanälchen aufgenommen haben. In geschlechtsreifen männlichen Wildtieren stellen sich die als Harn-Samenleiter funktionierenden Wolff'schen Gänge als stark gewundene pigmentierte Schläuche dar. Demgegenüber zeigten diese Ausführgänge bei meinen Aufzuchttieren im allgemeinen eine recht geringe Ausbildung und zwar sowohl in der Dicke, als auch vor allem in der Länge, was sich dann namentlich in der Zahl der Windungen aus-

prägte. Während bei männlichen Kontrollen die Wolff'schen Gänge alle Grade der Entwicklung aufwiesen, von dünnen Fäden bis zu deutlich gewundenen stark pigmentierten Schläuchen (Abb. 25), sind im Gegensatz dazu bei keinem Dunkeltier stärkere Windungen der Wolff'schen Gänge beobachtet worden; im besten Fall kam eine einzige Schlinge bei mässiger Pigmentierung der Gänge zustande (Abb. 24). Daraus, wie aus den Untersuchungen der Einzelfälle scheint hervorzugehen, dass der Ausbildungsgrad der Wolff'schen Gänge mit der Hodengrösse direkt korreliert, welche dann ihrerseits zum Reifezustand im umgekehrten Verhältnis steht.

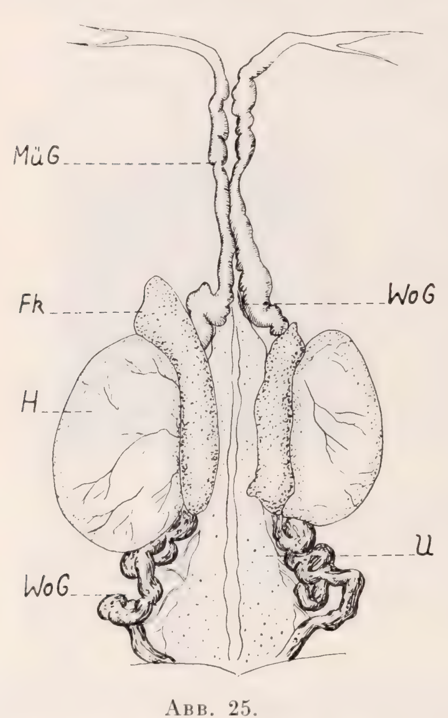


Abb. 25.

Urogenitalorgane eines männlichen Kontrolltieres am Licht (II IX 1944, Abb. 17). Alter: 18 Monate. Bezeichnungen und Angaben s. Abb. 24.

Anhang.

Die Hypophyse von Triton alpestris.

Vergleichende Untersuchung der Hypophyse je eines geschlechtsreifen Dunkel- und Helltieres.

Aus dem funktionellen Gleichstand der Schilddrüsen von Dunkel-und Helltieren vor der Metamorphose musste abgeleitet werden, dass auch die Dunkeltier-Hypophyse eine den Schwellenwert übersteigende Menge thyreotropen Hormons abgegeben hatte. Des weiteren erlaubte der bei Dunkeltieren und Kontrollen am Licht gleichzeitig erfolgende Eintritt in die Geschlechtsreife den Rückschluss, dass auch in den Dunkeltier-Hypophysen eine für die Entwicklung und Differenzierung der Geschlechtsorgane hinreichende Menge gonadotropen Hormons produziert worden ist. Es war demnach anzunehmen, dass der morphologische und histologische Aufbau der Dunkeltier-Hypophysen den Verhältnissen bei Helltieren entsprechen werde. Bei der mikroskopischen Nachprüfung dieser Annahme gelang es mir allerdings infolge der auf Seite 411 erwähnten technischen Schwierigkeiten nur bei je einem

Dunkeltier und mehrjährigen Kontrolltier aus dem Freien, die verschiedenen Zelltypen der Hypophyse deutlich differenziert darzustellen.

Das in Abb. 26 dargestellte histologische Bild der Hypophyse eines 21 Monate alten Dunkeltieres entspricht weitgehend den von Meyer (1939) an *T. vulgaris*-Hypophysen beobachteten Verhältnissen. Der caudal gelegene Vorderlappen ist von zahlreichen Kapillaren durchsetzt und enthält zur Hauptsache eosinophile Zellen mit oft einseitig verlagertem, meist gegen ein Kapillarlumen gerichteten Plasmaleib. Dieses

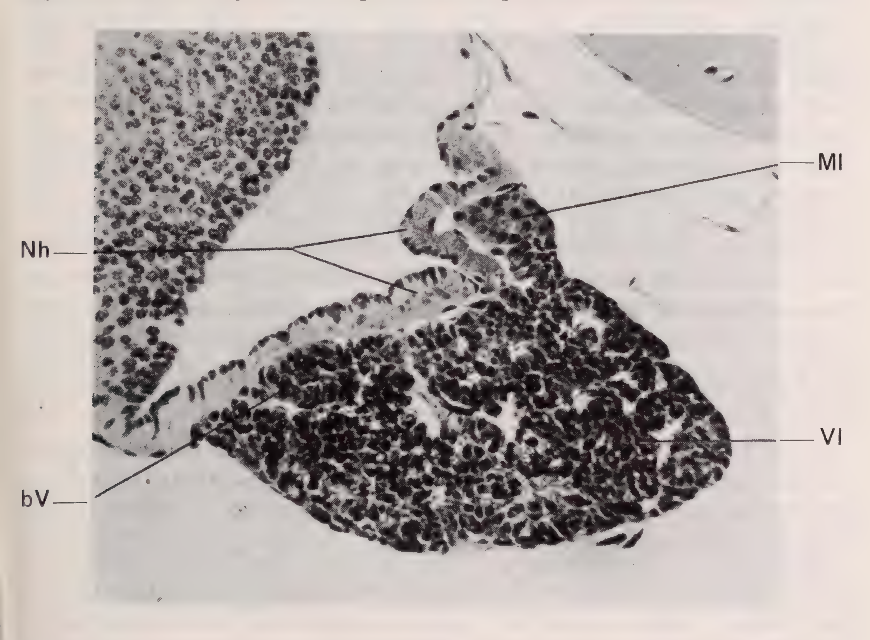


Abb. 26.

Hypophyse eines 21½ Monate alten Dunkeltieres (D V 1944). bV = basophiler Teil des Vorderlappens, Ml = Mittellappen mit basophilen Zellen, Nh = Neurohypophyse, Vl = Vorderlappen. Fix. Kollmer'sches Gemisch. Färb. Azan. Vergr. 400 ×.

Bild ist beim mehrjährigen Helltier aus dem Freien insofern verändert, als hier die eosinophilen Zellen durch die Einlagerung zwischen mehrere, in der gleichen Richtung verlaufende und den grössten Teil des Vorderlappens durchziehende Kapillaren eine regelmässigere Anordnung erfahren. Während im zentralen Teil nur vereinzelt basophile Zellen mit einer geringen Plasmamasse auftreten, sind diese im caudalsten, gegen das Infundibulum zu gerichteten Teil des Vorderlappens vorherrschend und weisen auch einen bedeutenden, intensiv blau sich färbenden Plasmaleib auf. Eine durch ihre violette Zell- und Kernfärbung vom übrigen Drüsengewebe sich deutlich abhebende schmale Zone erstreckt sich ventral vom cranialen zum caudalen Ende des Vorderlappens. Sie wird

von Meyer nicht erwähnt, ist aber auch beim Helltier aus dem Freien vorhanden und stellt somit weder eine Dunkelheits- noch Gefangenschafts- bedingte Erscheinung dar.

Der Mittellappen besteht wie bei *T. vulgaris* einheitlich aus basophilen, mit viel Plasma versehenen Zellen, deren Kerne zum Teil, wie auch Meyer feststellt, durch Chromatinballung helleres Aussehen erlangen.

Die Neurohypophyse erstreckt sich als epitheliale Begrenzung der vorderen Trichterwand in Form eines breiten, hellen Bandes dem caudalen Vorderlappenrand entlang bis zum Mittellappen und tritt dann, diesen bogenförmig umschliessend, dorsal mit der Hirnmasse in Verbindung. Ihre Zellen enthalten auffallende, namentlich in der Nähe des Mittellappens gehäufte, blaue, tröpfchenartige Gebilde. Die naheliegende Vermutung, dass es sich hiebei um Sekrettropfen des Mittellappens oder des basophilen Teiles des Vorderlappens handelt, wird dadurch widerlegt, dass auch nach Mittellappen- und Vorderlappen-Exstirpation diese blauen Tröpfchen auftreten, somit, nach Meyer, wohl eher für die Hinterlappenstruktur typische Gebilde darstellen. Da Meyer diese Beobachtung ebenfalls an jungen $^3/_4$ jährigen Tieren machte, und sich bei meinem mehrjährigen Vergleichstier diese Gebilde nicht nachweisen liessen, dürfte es sich vielleicht um eine bei jüngeren Tieren die Ausdifferenzierung begleitende, vorübergehende Erscheinung handeln.

Das mit jüngeren *T. vulgaris*-Hypophysen weitgehend übereinstimmende mikroskopische Bild der von mir untersuchten Dunkeltier-Hypophyse einerseits, sowie die in den wesentlichsten Punkten gleiche Hypophysenstruktur eines mehrjährigen *T. alpestris*-Vergleichstieres andererseits deuten darauf hin, dass auch im Dunkeln die Hypophyse eine normale histologische Ausbildung durchläuft. Dabei möchte ich aber ausdrücklich erwähnen, dass weitergehende Schlüsse auf den funktionellen Zustand nicht gezogen werden sollen, weil die Vergleichsmöglichkeit mit entsprechenden Stadien der Helltiere fehlt.

4. AUSWERTUNG DER ERGEBNISSE

a) *Metamorphose.*

Wenn in diesem Zusammenhang Vorgänge zur Sprache kommen, die vor der Metamorphose ablaufen, mit dieser aber in keinem direkten Zusammenhang stehen, lässt sich dies in der Weise begründen, dass durch diese Entwicklungsvorgänge die Ausgangssituation für die Metamorphose vorbereitet und damit für den Zeitpunkt der Umwandlung die Vergleichsbasis geschaffen wird.

In meinen Versuchen zeigte sich nun, dass bereits die Embryonal — dann aber auch die Larvalentwicklung der vom Ei weg unter Lichtabschluss aufgezogenen Dunkeltiere in ihrem Ablauf vom Lichtausfall nicht beeinflusst wird. Dabei wurde auf die allbekannten Unterschiede in der Pigmentierung kein besonderer Wert gelegt, da sie einerseits mit der Metamorphose nichts zu tun haben, andererseits deren innersekretorische Steuerung schon bekannt ist. Als einziger bemerkenswerter und statistisch gesicherter Unterschied zwischen Dunkel- und Helltieren hat sich dagegen aus meinen Versuchen die bei Dunkeltieren durchschnittlich grössere Körperlänge ergeben. Es ist nicht anzunehmen, dass dieser Unterschied sich auf den Metamorphoseablauf ausgewirkt haben wird; dagegen könnte er bei der Grössenentwicklung der Gonaden eine Rolle gespielt haben und muss somit in diesem Zusammenhang nochmals erwähnt werden. Hier bleibt lediglich die Frage zu erörtern, ob dieser Unterschied auf einen direkten Lichteinfluss zurückgeführt werden kann. Wenn auf Grund der Beobachtung von Fischel (1919), dass geblendete Larven grösser werden als normale Kontrolltiere, anzunehmen ist, dass eine vom Licht verursachte Wachstumshemmung durch die Augenausschaltung in Wegfall kommt, so müsste dies allerdings als eine direkte Lichteinwirkung bezeichnet werden. Für meine Versuche möchte ich mich dagegen, sofern sich die Dunkelheit in gleicher Weise geltend machen sollte, nicht auf diese Deutungsmöglichkeit festlegen, ohne darauf hingewiesen zu haben, dass das Grössenwachstum von Urodelenlarven bereits durch kleine Temperaturveränderungen beeinflusst werden kann (Hutchinson u. Hewitt, 1935). Die zum vornherein äusserst schwer zu bewältigende Aufgabe, an Versuchsorten mit vollständig verschiedener Verbindung mit der Aussenwelt den genau gleichen Temperaturverlauf zustande zu bringen, gab damit, wenigstens in Bezug auf diese Grössenunterschiede, eine schwer nachprüfbare Fehlerquelle. Sie müsste Gegenstand einer besonderen Untersuchung werden. Dagegen konnten mit dieser Versuchsanordnung die verschiedenen Faktoren, die allein oder miteinander kombiniert eine Verzögerung der Metamorphose hervorrufen können, wie z. B. tiefe Temperatur (Barfurth 1887, Powers 1907, Adler 1916, Eggert 1934 u. a.), Sauerstoffmangel (Seliskar und Pehani 1935), ständige Wasserhaltung, überreichliche Fütterung während des

ganzen Larvenlebens (POWERS 1907) oder auch mangelhafte Fütterung am Anfang, um nur die wichtigsten zu nennen, zu keiner einseitigen und damit störenden Auswirkung gelangen, da Dunkel- und Helltiere unter den gleichen Aufzuchtbedingungen standen. Wenn somit irgend ein Unterschied im Metamorphosegeschehen zwischen Dunkeltieren und Kontrollen am Licht aufgetreten wäre, hätte dieser in erster Linie dem Einfluss der Dunkelheit als einzigem gegensätzlichen Faktor zugeschrieben werden müssen. Die vorliegenden Untersuchungen ergaben aber, dass ein totaler Lichtausfall auf den Vorgang der Metamorphose von *T. alpestris* ohne Einfluss ist. Der Beginn der die Metamorphose kennzeichnenden Umgestaltungsvorgänge sowie das vor Abschluss der Metamorphose sich ereignende Anlandgehen erfolgte bei Dunkel- und Kontrolltieren nahezu zur gleichen Zeit, wobei die zeitlichen Unterschiede jeweils innerhalb die bei solchen Vorgängen feststellbare Variationsbreite fallen. Daran vermag auch der Umstand nichts zu ändern, dass der Temperaturverlauf des Wassers im Dunkelkasten gleichförmiger war als im Licht. Denn im Falle einer dadurch bedingten Entwicklungsbeschleunigung müsste man auf Grund der Versuchsergebnisse annehmen, dass sie durch eine ebenso grosse, lichtausfallbedingte Entwicklungsverzögerung kompensiert worden sei, da ja im zeitlichen Eintritt der Metamorphose zwischen Dunkel- und Helltieren keine Unterschiede auftraten. Gegen eine solche Annahme spricht aber einmal

1. die nur um ein geringes höhere und gleichförmigere Temperatur, die keine bedeutende Entwicklungsbeschleunigung zur Folge haben konnte,
2. dass die durch den Lichtausfall eventuell bedingte Metamorphoseverzögerung demgemäss auch nur ein geringes Ausmass erreicht hätte und
3. die Unwahrscheinlichkeit, dass die beiden Vorgänge (Hemmung und Förderung) gerade gleich gross waren.

Das den Funktionszustand widerspiegelnde histologische Bild der Schilddrüse von unmittelbar vor der Metamorphose stehenden Dunkel- und Helltieren erwies sich ebenfalls in allen Merkmalen als gleichwertig, was indirekt bereits einen Rückschluss darauf

erlaubt, dass die Ausscheidung thyreotropen Hormons durch die Hypophyse vom Lichtausfall nicht beeinflusst wird.

In diesem Zusammenhang sind die in meinen Zuchten aufgetretenen Ausnahmefälle mit stark verzögerter Metamorphose von gewissem Interesse. Allein die Tatsache, dass sich sowohl in Dunkel- als auch in Hellzuchten Tiere befanden, deren Metamorphose bedeutend verspätet eintrat oder aber lange Zeit nicht beendet wurde, weist darauf hin, dass die Ursache dieses abnormen Verhaltens wahrscheinlich endogener Natur ist, auf keinen Fall aber dabei dem Licht oder der Dunkelheit ein entscheidender Einfluss zukommt; denn sonst hätten ja alle unter den gleichen Bedingungen stehenden Tiere dasselbe Verhalten zeigen müssen. Wenn somit innere Ursachen einerseits eine Verschiebung der Metamorphose zustande bringen, ist anzunehmen, dass sie andererseits auch den normalen Zeitpunkt des Metamorphoseeintrittes bedingen.

In den einleitend erwähnten Arbeiten ist die Uebertragung eines Lichtreizes auf die Hypophyse nachgewiesen worden. Wenn auch meine Versuche keine gegenteiligen Resultate erzielt haben, scheint es doch festzustehen, dass zum mindesten bis zum Abschluss der Metamorphose die Sezernierung von thyreotropem Hormon keiner Lichtbeeinflussung in dem Sinne unterliegt, dass sie vom Licht ausgelöst oder reguliert würde. Zwar kann damit nichts über die Wirkung einer zusätzlichen Lichtdarbietung gesagt werden, doch ist es wenig wahrscheinlich, dass eine verlängerte Lichteinwirkung eine sonst nicht vom Licht abhängige Sezernierung thyreotropen Hormons zustande bringt.

b) *Gonadentwicklung.*

Auch die Gonadenentwicklung verläuft bei *T. alpestris* bei Dunkeltieren und Kontrollen am Licht gleichartig. Das kommt zunächst in der Tatsache zum Ausdruck, dass sich bei einem Vergleich der Grössenentwicklung der Geschlechtsorgane von Dunkel- und Helltieren bis zum Alter von 11 Monaten in Bezug auf die absolute Länge keine Unterschiede erkennen lassen. Wenn nun in der prozentualen Gonadenlänge die Dunkeltiere gegenüber den Licht-Kontrollen zurückblieben, so muss das in erster Linie auf

die im Dunkeln durchschnittlich grössere Körperlänge zurückgeführt werden. Im Alter von 18—20 Monaten ändern sich diese Verhältnisse insofern, als nun bei ungefähr übereinstimmender Körperlänge der männlichen Hell- und Dunkeltiere die prozentuale und absolute Gonadenlänge der letzteren auffällig niedrig ist. Es liegt damit nahe, das bis zur Geschlechtsreife deutlich bleibende Grösserwerden der Dunkeltiere mit deren geringerer Hodengrösse in Zusammenhang zu bringen und zwar in der Weise, dass sich das verstärkte Längenwachstum der Dunkeltiere auf deren Hodenwachstum hemmend ausgewirkt habe. Dadurch, dass die Gonadenlänge als Grössenmasstab verwendet wurde, könnte auch verständlich werden, weshalb in erster Linie bei den langen und schmalen Hoden ein solcher Grössenunterschied zwischen Dunkeltieren und Kontrollen am Licht nachgewiesen werden konnte und nicht auch bei den voluminöseren Ovarien.

Selbst wenn diese Unterschiede statistisch gesichert wären, und sich damit diese Hypothese bestätigen liesse, würden daraus noch keine sicheren Schlüsse auf die Sekretionstätigkeit der Hypophyse im Dunkeln abgeleitet werden können, da erst noch nachzuweisen wäre, ob und in welchem Ausmass eine unterschwellige Sezernierung gonadotropen Hormons oder aber ein verstärktes Längenwachstum an dieser im Dunkeln geringeren Gonadengrösse schuld ist.

Dagegen musste auffallen, dass in Dunkeltier-Hoden mehr reife Spermien zu finden waren als in Hoden von Kontrolltieren am Licht, sodass angenommen werden muss, *dass der Differenzierungsvorgang im Dunkeln* möglicherweise etwas früher, *auf keinen Fall aber verspätet eingesetzt hat*, was auch beim Vergleich von Dunkel- und Kontrolltier-Ovarien deutlich geworden ist. Fraglich bleibt wiederum, ob die frühere Reife der Dunkeltierhoden zu deren geringerer Grössenentwicklung in Beziehung gesetzt werden kann.

Eine Verzögerung der Geschlechtszellen-Entwicklung im Dunkeln liegt somit nicht vor. Diese Tatsachen legen den Schluss nahe, dass unter normalen Umständen, d. h. *ohne zusätzliche Belichtung, eine lichtbedingte Ausschüttung von gonadotropem Hormon durch die Hypophyse nicht erfolgt.*

c) *Auswirkungen der Gefangenhaltung.*

Wie einleitend bereits bemerkt wurde, bestand die Hauptaufgabe der vorliegenden Versuche darin, unter sonst gleichen Gefangenschaftsbedingungen einen einzelnen, normalerweise auch in der Natur vorkommenden Faktor, nämlich das Licht, auszuschalten, und dann die Auswirkungen seines Fehlens festzustellen.

Wenn nun aus den Versuchen hervorgegangen ist, dass der Lichtausfall weder in der Gesamtentwicklung der Eier und Larven, noch im Ablauf der Metamorphose und der Gonadenentwicklung sich bemerkbar macht, kann aus dieser Feststellung umgekehrt gefolgert werden, dass das Licht auch für die entsprechenden Lebensvorgänge der im Freien lebenden Tritonen keinen Einfluss besitzt. Dagegen darf der Ablauf der Metamorphose wie auch jener der Gonadenentwicklung nur unter Hinweis auf die durch die Gefangenschaftshaltung möglicherweise bedingten Abänderungen auf das Freileben übertragen werden. Welches diese Faktoren der Gefangenschaftshaltung sind und wie stark sich die einzelnen beim Ablauf dieser Vorgänge bemerkbar machen, müsste wiederum Gegenstand einer besonderen Untersuchung sein. Aus meinen Versuchen möchte ich als besonders interessante Feststellung lediglich die Hypertrophie der Müller'schen Gänge bei allen männlichen Tieren, sowohl im Dunkeln als auch im Licht, hervorheben. Es wird schon hieraus ersichtlich, dass nicht der direkte Lichtausfall, sondern offenbar die besonderen Umstände der Gefangenhaltung dabei eine ausschlaggebende Rolle gespielt haben. Nach der auf Seite 444 besprochenen Feststellung DE BEAUMONT's zu schliessen, wäre ohnehin die weibliche Ausbildung der männlichen Müller'schen Gänge ohne Anwesenheit von Ovarresten unverständlich. Es müsste somit angenommen werden, dass Milieufaktoren primär oder auf dem Wege über inkretorische Organe ähnliche, Geschlechtsleiter beeinflussende Stoffe zur Wirkung bringen können wie die Gonaden. Als Milieufaktor, dem hiebei ein besonders grosser Einfluss zuzumessen ist, muss aus den vorliegenden Versuchen die Ernährung in Betracht gezogen werden, wobei sowohl die Quantität, als auch die Qualität eine wichtige Rolle spielen dürften. Darüber müssten besondere Fütterungsversuche Aufschluss geben. Ein Anteil der aus versuchstechnischen Gründen erfolgten ständigen Wasserhaltung der Tiere am Zustande-

kommen dieser abnormen Ausbildung der Geschlechtsausführgänge kann nicht angenommen werden, da auch Kontrolltiere, die sich seit der Metamorphose am Land aufhielten, diese Erscheinung zeigten. Diese Abnormität sollte bei der Beurteilung eventueller Intersexualitätsstufen berücksichtigt werden (vgl. FISCHBERG, 1945). Schliesslich sei auch auf die Möglichkeit hingewiesen, dass noch viele andere Umstände, wie z. B. die Beschaffenheit des Wassers, die Wohnraumbeschränkung, das Fehlen eines natürlichen Untergrundes u. a. m. sich auf die in den vorangegangenen Kapiteln besprochenen Vorgänge ausgewirkt haben könnten.

5. ZUSAMMENFASSUNG

1. Die vorliegende Arbeit stellte sich zur Aufgabe, durch eine möglichst einwandfreie Untersuchungsmethode (Aufzucht im Dunkelkasten) festzustellen, ob der Ablauf der Metamorphose und die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei *T. alpestris* einer direkten Beeinflussung durch das Licht unterstehen.

2. Auf die Embryonal- und Larvalentwicklung übte die vollständige Ausschaltung des Lichtes keine Wirkung aus. Dagegen waren sowohl vor als auch nach der Metamorphose (bei 3—4 Monate alten Tieren statistisch gesichert) die Dunkeltiere durchschnittlich grösser als die Kontrolltiere am Licht.

3. Als einziger, eindeutig direkt vom Licht abhängiger Unterschied trat zwischen Hell- und Dunkeltieren eine verschiedene Pigmentierung ein, die auf einer unterschiedlichen Verteilung der Melanophoren sowie einem verschiedenen Ausbildungsgrad der schwarzen Melaninkörnchen beruht.

4. Eine Beeinflussung der Metamorphose im Sinne einer hemmenden Wirkung der Dunkelheit konnte nicht beobachtet werden; in völliger Dunkelheit aufgezogene Tiere und Kontrolltiere am Licht wandelten sich zur gleichen Zeit in die Landform um. Diesem Befund entspricht auch das mikroskopische Bild der Schilddrüsen, die bei Dunkeltieren einen vollständig normalen und dem Funktionszustand der Schilddrüsen von Helltieren entsprechenden Aufbau zeigten.

5. Die Gonadenentwicklung verläuft auch unter Lichtabschluss völlig normal, sodass die Geschlechtsreife bei Dunkeltieren im allgemeinen zur gleichen Zeit wie bei Kontrollen am Licht eintritt. Bei 18—20 Monate alten männlichen Dunkeltieren war die durchschnittliche Gonadengrösse merklich kleiner als bei den Kontrollen, wogegen solche Gonaden aber im Differenzierungszustand weiter fortgeschritten waren als die Hoden von Kontrolltieren am Licht. Es wird die Frage aufgeworfen, ob das allgemein bei den Dunkeltieren stärkere Körperwachstum die Grössenentwicklung der Gonaden gehemmt und damit bei den Hoden eine frühzeitigere Differenzierung veranlasst habe.

6. Als wichtigste gefangenschaftsbedingte Erscheinung wurde eine Hypertrophie der Müller'schen Gänge bei allen männlichen Tieren beobachtet, und es wird vermutet, dass sie eine Folge der in der Gefangenschaft einseitigen Ernährung darstellt.

LITERATURVERZEICHNIS

* Ausführliche Literaturverzeichnisse.

1927. Abderhalden, E. *Ueber den Einfluss der Ernährung und von Umweltsfaktoren auf die Entwicklung von Kaulquappen.* Pflüger's Arch. 216.

1916. Adler, L. *Untersuchungen über die Entstehung der Amphibien-Neotenie.* Pflügers Arch. 164.

1936. Aleschin, B. *La métamorphose des amphibiens comme l'effet morphogénétique de la glande thyroïde.* Bulletins d'Histologie 12.

1887. Barfurth, D. *Versuche über die Verwandlung der Froschlarven.* Arch. mikr. Anat. 29.

1933. De Beaumont, J. *La différenciation sexuelle dans l'appareil urogénital du Triton et son déterminisme.* Roux' Arch. Entw. mech. 129.

1935. Benoit, J. *Stimulation der Hodenentwicklung durch künstliches Licht.* C. R. Soc. Biol. Paris, 118.

1931. Bissonnette, T. H. *Studies on the sex cycle in birds.* J. exp. Zool. 58.

1924. Dennert, W. *Ueber den Bau und die Rückbildung des Flossensaumes bei den Urodelen.* Z. Anat. & Entw. Gesch. I. Abt. Z. ges. Anat. 72.

1891. Driesch, H. *Ueber die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe der tierischen Formbildung.* Z. wiss. Zool. 1891.

1834. Dutrochet. *Recherches sur les enveloppes du fœtus.* Memoirs Bruxelles, 1834.

1824. Edwards. zit. von Schnetzler, J. B. 1874.

1934. Eggert, B. *Zur Ueberwinterung der Larven von Molge alpestris unter besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der Schilddrüse.* Z. wiss. Zool. 145.

1919. Fischel, A. *Beiträge zur Biologie d. Pigmentzelle.* Anat. Hefte 58, Heft 174.

1945. Fischberg, M. *Ueber die Ausbildung des Geschlechts bei triploiden und einem haploiden T. alpestris.* Revue suisse de Zool. 52.

*1939. Gasche, P. *Entwicklung v. Salamandra salamandra.* Revue suisse de Zool. 46.

1910. Germershausen. *Neotenische Larve von Salamandra maculosa.* Jahresber. nat. Ges. Hannover 47.

1925. Glaesner, L. *Normentafeln z. Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolches M. vulgaris.* Keibel, F. Normentafeln z. Entw. geschichte d. Wirbeltiere. H. 14.

1925. Greving, R. Z. ges. Anat. Abt. 1: Z. f. Anat. u. Entw. gesch. 77.

1940. Hartwig, H. und Rotmann. *Experimentelle Untersuchungen an einem Massenauftreten von neotenen Triton taeniatus.* Roux' Archiv, 140.

1936. Herfs, A. *Anthrenus bifasciatus.* Zoologica Heft 90.

1943. Hesse, R. *Das Tier und die unbelebte Umwelt.* Hesse-Doflein Tierbau u. Tierleben. 2. Bd, 1. Buch. Jena, 1943.

1850. Higginbotham, J. *Influence of physical agents on the development of the tadpole of the Triton and the Frog.* Philos. Transact. of the Royal Society, London.

1935. Hutchinson, C. and Hewitt, D. *A study of larval growth in Amblystoma punctatum and A. tigrinum.* J. exp. Zool. 71.

1939. Hutchinson, C. *Some experimental conditions modifying the growth of amphibian larvae.* J. exp. Zool. 82.

1933. Janisch, E. und Maercks, H. *Licht und Insektenentwicklung.* Z. Morph. und Oekologie, 26.

1922. Kammerer, P. *Die Zeichnung von Salamandra maculosa im durchfallenden farbigen Licht.* Arch. Entw.-mech. 50.

1934. Kleinschmidt, A. *Entwicklung d. Urogenitalapparates des männlichen Teichmolches T. vulgaris.* Z. mikr. anat. Forschung, 36.

1937. — *Der Einfluss d. Hypophysektomie auf die Geschlechtsorgane von T. vulgaris.* Z. mikr. anat. Forschg. 41.

1938. Knight, F. C. E. *Die Entwicklung von T. alpestris bei verschiedenen Temperaturen.* Arch. Entw.-mech. 137.

1871. Koch, K. *Formen u. Wandlungen der ekaudaten Batrachier des unteren Main- und Lahngebietes.* Ber. über d. Senkenb. natf. Ges. Frankf. a. M. 1871.

1932. Koller, G. und Rodewald, W. *Ueber den Einfluss d. Lichtes auf die Hypophysentätigkeit d. Frosches.* Pflügers Archiv, 232.
1914. Kornfeld, W. *Abhängigkeit d. metamorphotischen Kiemenrückbildung v. Gesamtorgan. d. Salam. maculosa.* Arch. Entw.-mech. 40.
*1941. Kuekenthal, W. *Handbuch d. Zoologie.* 6. Band. Amphibia.
1945. Linder, A. *Statistische Methoden.* Verlag Birkhäuser, Basel.
*1935. Marx, L. *Bedingungen f. d. Metamorphose d. Axolotl.* Ergeb. d. Biol. 11.
1939. Meyer, A. *Untersuchungen an normalen u. operativ veränderten T. vulgaris-Hypophysen.* Roux' Archiv, 139.
*1931. Noble, G.-K. *Biology of the Amphibia.* New York.
1926. Northrop, J. H. *Duration of life of an aseptic Drosophila culture bred in the dark for 230 generations.* Journ. of gen. physiol. 9.
1907. Powers, J. H. *Morphological variation and its causes in Amblystoma tigrinum.* Studies Univ. Nebraska, 7.
1935. Rodewald, W. *Die Wirkung des Lichtes auf die Hypophyse von Rana temporaria.* Z. vergl. Phys. 21.
1902. Schaper, A. *Beiträge zur Analyse d. tier. Wachstums.* Roux' Arch. 14.
1874. Schnetzler, J. B. *Sur l'influence de la lumière sur le développement des larves de grenouilles.* Archives des sciences de la bibl. univ. Genève, 1874.
1905. Schultze, O. *Ueber die Frage nach dem Einfluss des Lichtes auf die Entwicklung und Pigmentierung der Amphibieneier- u. Larven.* Sitz. Ber. preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1905.
1935. Seliskar, A. und Pehani, H. *Limnologische Beiträge zum Problem der Amphibien-Neotenie.* Verh. int. Ver. theor. und angew. Limnologie 7.
1927. Uhlenhuth, E. *Die Morphologie und Physiologie der Salamanderschilddrüse.* Arch. Entw.-mech. 109.
1878. Yung, E. *Influence des lumières colorées sur le développement des animaux.* Archives Sciences phys. et nat. I, 1878.

Tome 54, nº 22. — Août 1947

Muséum d'Histoire naturelle de Genève

LA FAUNE NÉOLITHIQUE DE LA COUCHE PROFONDE DE SAINT-AUBIN

par

P. Revilliod et E. Dottrens

II. Les ossements de *Bos taurus brachyceros* Rütim. et de *Bos primigenius* Boj.

par

Emile DOTTRENS

(Avec 12 figures et 52 tableaux dans le texte.)

INTRODUCTION

Le matériel ostéologique des fouilles de Saint-Aubin, conservé au musée de Genève a fait l'objet d'une série de notes préliminaires du regretté L. Reverdin, mais l'étude un peu approfondie des caractères ostéologiques des animaux représentés dans les fouilles restait entièrement à faire.

L. Reverdin a montré l'abondance des restes de la petite race de vaches lacustres et noté son importance relative dans l'ensemble. Le matériel de la couche profonde (couche la plus ancienne de Saint-Aubin, désignée par Vouga comme couche IV), est assez abondant pour rendre possible une étude statistique de la variation dans ce bétail, étude d'autant plus intéressante que l'ancienneté de la couche nous assure un maximum de pureté de la race. Ou si le bétail paraissait mélangé, de conclure à la coexistence précoce

de plusieurs races domestiques. Je peux dire d'emblée que cette dernière supposition est infirmée par les résultats.

On sait que malheureusement les Lacustres brisaient tous les os à moelle, soit qu'ils aient été des gourmets, soit qu'ils aient utilisé la moelle pour assouplir et tanner le cuir et les peaux. Le résultat, fâcheux pour nous, est un matériel constitué de fragments brisés où les os longs entiers sont rares. On ne dispose aussi que de morceaux de crânes et de mâchoires, ce qui ne laisse pas d'embarrasser celui qui voudrait comparer ce bétail à nos races actuelles. Seuls les os courts, tels l'astragale, le calcanéum ou les phalanges se trouvent intacts en relative abondance. C'est la raison pour laquelle j'ai poussé un peu plus loin leur étude que ne l'ont fait les auteurs jusqu'à présent.

Les excellents travaux ostéologiques sur les bovins lacustres ne manquent pas en Suisse et j'ai pu comparer mes mesures à celles de Hescheler, Wettstein, Kuhn, Stehlin, Hescheler et Rüeger. L'avantage du présent matériel est d'être notablement plus abondant que dans les fouilles similaires, sauf celle d'Egolzwil, mais surtout d'être exempt de mélanges, les travaux d'extractions ayant été menés dans des conditions favorables, en sorte que la stratigraphie a été respectée.

J'ai mesuré les ossements de la couche profonde, couche IV de Saint-Aubin (Port-Conty), à l'exclusion des documents des autres couches et d'autre origine (Auvernier), pour profiter au maximum de cette absence de mélange, d'autant plus que cette couche profonde a fourni, et de beaucoup, le nombre le plus important de pièces.

LES CORNES

Les auteurs suisses anciens, Rütimeyer et Studer, ont établi en partie sur la forme des chevilles osseuses et sur des caractères craniologiques qui en dépendent, une classification des races domestiques dont la valeur a été contestée par Duerst. Cet auteur, dans son ouvrage fondamental, *Das Horn der Cavicornia*, a montré que les formes des cornes dépendent, en bonne partie, de conditions secondaires, telles que le sexe, l'âge, le terrain, les déformations artificielles dues à l'homme. En particulier, le col de la cheville osseuse n'aurait aucune valeur raciale malgré que Rüti-

MEYER ait en partie fondé sur son aspect les caractères de son hypothétique *B. frontosus.*

Le matériel de Saint-Aubin correspond en tous points, quant aux chevilles osseuses, à celui de la station du Schlossberg décrit par DUERST. Il n'est pas jusqu'à l'aplatissement peut-être dû au joug qu'on n'y rencontre parfois. Ainsi, dans un cas, la cheville pourtant arrondie présente des traces d'écrasement postérieur et de constriction comme par une ligature. Une autre, très aplatie, comme écrasée en avant, présente les profonds sillons et cannelures d'un vieil individu. En général, quand il y a aplatissement, la face déformée est l'antérieure, ce qui signifierait que le joug était posé en avant des cornes. Dans la couche II d'Auvernier, j'ai trouvé un évident aplatissement postérieur (forme *Trochoceros* deRÜTIMEYER), dû, selon DUERST, à un joug fixé en arrière des cornes.

Quand l'orientation de la corne peut être appréciée, celle-ci répond en général à la description de KELLER: elle part directement vers l'extérieur, ou bien dans le plan du front, parfois elle paraît se redresser, elle semble toujours fort courte. Mais la variabilité est impressionnante si on n'admet pas qu'elle dépend de circonstances diverses parfois fortuites. Si je devais à toute force tenter un classement, j'arriverais à distinguer:

1° Chevilles osseuses graciles, coniques, caractérisées par leur brièveté et leur faible torsion, circonférence à la base jusqu'à 150 mm., rapports des diamètres 77 à 93%, 6 pièces qui proviennent à coup sûr d'individus jeunes.

2° Chevilles plus fortes, relativement longues, de torsion plus marquée, circonférence à la base, de 160 à 180, rapports des diamètres 75 à 88%. Dans ces deux groupes il semble qu'on puisse distinguer un ou deux individus à chevilles plus arrondies, ceux dont l'indice des diamètres dépasse 85 et qui peut-être seraient des mâles.

3° Une cheville « aberrante », par sa forme extrêmement plate, indice 68, remarquable par sa torsion en vrille, qui malgré sa gracilité est relativement longue et paraît provenir d'une vieille vache qui aurait peut-être porté le joug ?

4° Je mets à part une grosse cheville, épaisse, arrondie, que REVERDIN avait classée comme « Grand Bos » et qu'il faudrait

alors considérer, eu égard à sa taille, comme femelle. mais qui me paraît aussi bien pouvoir provenir d'un mâle *brachyceros*,

Pour permettre la comparaison avec la série de HESCHELER et RÜEGER, je donne le classement selon la circonférence à la base:

121 à 130	131 à 140	141 à 150	151 à 160	161 à 170	171 à 180	181 à 190	191 à 200	201 à 210
1	3	2	1	2	2	0	0	1

Le tableau 1 donne les mesures prises pour les 14 chevilles les mieux conservées.

TABLEAU 1. — *Chevilles osseuses.*

	Grand diamètre	Petit diamètre	Rapport des diamètres	Courbure	Torsion	Longueur grande courbure	Circonférence à la base
	8	10	10/8			3	15
	mm	mm	%			mm	mm
N° 1	64,5	51,5	80	forte	légère	295	180
2	59	40	68	forte	forte	(295)	137
3	60	45	75	—	—	—	—
4	49	38,5	78	forte	quasi nulle	222	138
5	(50)	(43)	86	assez forte	légère	280	150
6	44	41	93	faible	légère	(175)	135
7	61	51	83	faible	assez forte	(250)	177
8	57	46,5	82	forte	forte	(340)	164
9	44,5	39,5	88	forte	légère	204	160
10	51,5	41,5	80	faible	quasi nulle	235	(143)
12	66,5	60	90	assez forte	légère	365	203
13	59	(46)	78	—	—	(340)	168
15	45,5	40,5	89	—	légère	—	—
17	44	34	77	—	—	—	122

Dans tous les tableaux, les numéraux des mesures sont ceux de la méthodologie de DUERST in *Handbuch der biol. Arbeitsmethoden*. Quand mes mesures diffèrent de celles de cet ouvrage je les désigne par des lettres.

On pourra comparer mes chiffres, en particulier, à ceux de WETTSTEIN, station de l'Alpenquai à Zurich (p. 103), KUHN (sa thèse p. 562, 599, 651 et 687 et Obermeilen p. 127), enfin et surtout HESCHELER et RÜEGER (p. 445, Egolzwil).

LES MACHOIRES SUPÉRIEURES

Je n'ai pas trouvé, dans les restes de la couche IV, des fragments de crâne mesurables. Les morceaux de mâchoires, assez nombreux, sont réduits le plus souvent à une partie plus ou moins étendue du maxillaire, portant la rangée des dents. Sur 37 fragments pourvus d'une partie au moins de la dentition 17 possèdent encore la rangée complète des molaires, et, sur ces 17, 10 ont en outre leurs prémolaires, à quoi il faut ajouter 3 fragments prémolaires sans molaires. C'est évidemment bien peu pour une étude biométrique et je m'en tiendrai à quelques mesures.

Tableau 2. — *Mâchoires supérieures.*

	Longueur de la rangée dentaire PM + M	Longueur rangée des PM	Longueur rangée des M
·	47 a + b mm	47 a mm	47 b mm
17 fragments Minimum	119	42	74
de St-Aubin Moyenne	130,3	48,8	82,4
Maximum	140	54	87

Il ne faut pas s'imaginer qu'une forte longueur de la rangée dentaire (140 mm. par exemple) corresponde forcément à un grand individu. Je suis presque tenté de déclarer que c'est plutôt le contraire, du moins s'agit-il toujours, dans les cas observés, de jeunes individus dont les dents montrent peu de traces d'usure ou sont encore intactes. Nous verrons plus loin qu'on peut être fondé de penser que ce sont de jeunes mâles. En tout cas, les rangées très raccourcies sont celles de vieux individus aux dents fort usées. Les dimensions des dents expriment surtout leur âge, très courtes et larges, elles sont à l'extrême limite de leur couronne. On peut s'en convaincre simplement en mesurant la longueur et la largeur d'une molaire à peu près intacte, de cm. en cm., du sommet à la racine. On obtient alors une série telle que:

19 sur 30	21 sur 28	22 sur 27	23 sur 26	24 sur 25
63,3	75	81,5	88,5	96%

Et comme les dents restent en contact, il en résulte que l'os de la mâchoire se remanie à mesure que les molaires s'usent au cours de l'âge. Cela étant, je classe les rangées de molaires en séries de longueur décroissante, j'obtiens:

90 à 88	87 à 85	84 à 82	81 à 79	78 à 76	75 à 73	72 à 70
0	8	3	2	2	1	0

Ce classement prouve en somme que les Lacustres ne laissaient guère vieillir leur bétail, que le plus souvent ils l'abattaient jeune. C'est ce qu'on fait pour bénéficier d'une viande de qualité ! Peut-on en inférer que les Lacustres élevaient leur bétail pour la viande plus que pour les laitages ?

L'examen de l'état d'usure de l'ensemble des molaires confirme ces constatations. Sur les 37 fragments considérés, j'ai noté:

dans 22 cas, usure nulle ou faible;
dans 12 cas, dents moyennement usées;
dans 3 cas seulement, molaires très usées.

Dans ces conditions, le détail des longueurs et des largeurs de chacune des molaires séparément me paraît perdre de son intérêt puisque la moyenne dépend de la proportion des dents jeunes et des dents usées.

Voici tout de même ces moyennes pour 78 dents.

Tableau 3. — *Molaires supérieures.*

		Longueur maximale	Largeur maximale	Rapport $\frac{\text{largeur}}{\text{longueur}}$
24 M1	Minimum	21	17	56,7
	Moyenne	26,2	19,1	77,5
	Maximum	30	22	104,8
31 M2	Minimum	24	17	56,7
	Moyenne	27,8	19,9	71,8
	Maximum	30	23	95,8
23 M3	Minimum	25	16	59,3
	Moyenne	28,6	18,8	66
	Maximum	31	22	75

Le classement de ces dents selon les valeurs de leur indice de largeur (rapport largeur sur longueur) montre mieux leur répartition en fonction de l'usure, puisque cet indice en arrive à dépasser 100 quand la couronne atteint l'extrême limite d'utilisation.

TABLEAU 4. — *Molaires supérieures.*

	Classement en fonction de l'indice de largeur					
	51 à 60 %	61 à 70 %	71 à 80 %	81 à 90 %	91 à 100 %	101 à 110 %
24 M1	1	11	7	1	3	1
31 M2	3	11	11	5	1	
23 M3	2	16	5			

M1 sortant la première et s'usant le plus arrive à l'abrasion complète. M3 qui sort très tard et dont le troisième élément s'allonge en arrière à mesure que l'éruption avance, reste toujours relativement étroite. La plupart des dents se classent dans les premières séries, dents intactes ou peu abrasées. Souvent, l'état de la troisième molaire ou celui de la première prémolaire à peine touchées prouve que ces dents sortaient à peine au moment de l'abattage.

Comparaison et concordance des moyennes avec WETTSTEIN (p. 108), KUHN (Obermeilen p. 128), HESCHELER et RÜEGER (p. 479).

LES MANDIBULES

Les mandibules nous retiendront plus longtemps. Par chance, elles sont fort nombreuses puisqu'après élimination d'une cinquantaine de fragments trop incomplets, il est resté 122 pièces mesurables dont quelques-unes dans un état parfait. Cependant, les mandibules intactes d'adultes sont rares, au contraire des juvéniles qui sont souvent entières, et, dans ce cas, il ne manque à celles-ci que les lamelles osseuses fragiles des alvéoles d'incisives. Les incisives ont toujours disparu, à moins qu'elles soient encore incluses dans le maxillaire, ce qui est exceptionnel.

J'ai remarqué l'abondance des petites anomalies. Des écarts même notables de position du trou mentonnier et son dédoublement sont sans doute banals. Par contre, l'absence de PM3 est plus significative, je la retrouve dans dix cas, soit que toute trace de son alvéole ait disparu, soit qu'on en voie encore l'emplacement, fort réduit, avec, parfois, la dent en profondeur (résorption ou recouvrement ?), alors que l'état des autres dents prouve qu'elle devrait être sortie depuis longtemps. Dans un cas, PM3 est chevauchée par la première molaire, toute la rangée des molaires ayant basculé en avant. (Keller parle d'une mâchoire de *B. t. brachycephalus* d'Aquae Sextiae tellement infléchie que la rangée des dents en est déplacée.) J'ai trouvé enfin une M3 exceptionnelle dépourvue de troisième élément. On conviendra que ces anomalies sont bien fréquentes (10% des pièces environ). Ces faits parlent en faveur d'une longue domestication antérieure.

Dans les mensurations et les moyennes concernant la longueur de la série des prémolaires j'ai fait abstraction des pièces qui ne présentaient plus que deux dents, conservant cependant celles où l'alvéole était encore nettement délimité, même quand il était très réduit.

J'ai procédé au classement des mandibules en fonction de l'âge ou plus exactement de la sortie des dents et de leur état d'usure. En me basant sur la tabelle du traité de Ellenberg et Baum (p. 210), j'ai admis un âge approximatif, en supposant qu'il s'agissait d'une race à croissance plutôt précoce. Comme cette sériation n'a qu'une valeur relative, une erreur d'appréciation d'un ou deux mois importe peu, me semble-t-il, mon but étant surtout d'éviter les moyennes factices dépendant du nombre relatif des mandibules de chaque période du développement.

J'avais espéré, en sériant ainsi mes pièces, obtenir des indices de différences sexuelles. Je n'ai rien découvert de catégorique à ce sujet et force m'est bien de renoncer à séparer dans ce matériel ce qui serait attribuable à des mâles. D'ailleurs je n'ai rien dans le matériel moderne qui puisse me conduire à une telle discrimination.

Il est exclu que je publie la totalité de mes mensurations. Je les résume en deux tableaux. Le premier, tableau 5, comporte les mesures selon Duerst. Je n'ai pas besoin de m'étendre sur la technique suivie. J'aurais voulu m'en tenir à cette méthodologie, mais elle n'est parfaite que pour des pièces intactes. Quand il

Tableau 5. — *Mandibules.*

	1	2	3	8	7	10	15	16	17	18	30	Rapport $\frac{30}{8}$
	Longueur de la mandibule	Distance condyle/point alvéolaire	Hauteur du condyle	Hauteur sous M1	Hauteur en avant de PM3	Hauteur minima du Diastème	Longueur de la rangée dentaire	Longueur des PM (ou des dents de lait)	Longueur des M	Longueur du diastème	Epaisseur sous M1	épaisseur à hauteur sous M1
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	%
niles (jusqu'à tie de M3 (env. ois)	208 (3)	214 (2)	71,2 (15)	—	19,3 (23)	16,3 (19)	—	61 (23)	—	52,3 (12)	18,4 (23)	—
niles, jusqu'à tie de M2 (env. 16 mois) .	221,9 (9)	228,6 (7)	80,3 (10)	42,7 (24)	23,7 (24)	18,7 (20)	—	60,5 (25)	—	55,8 (11)	20,2 (25)	47,2 (24)
dultes (jusà sortie de M3 v. 17 mois à ns)	(293,5) (12)	307,2 (9)	114,7 (15)	45,7 (32)	29,7 (30)	22,1 (28)	137,7 (4)	57 (34)	85,6 (5)	83,9 (17)	23,7 (31)	52 (30)
ltes (plus de ns)	356,5 (6)	372,8 (5)	141,3 (9)	47,5 (28)	34,2 (28)	25,2 (31)	139,9 (17)	52 (27)	89,4 (23)	98,8 (15)	25,4 (29)	55,2 (26)
ltes Minimum	340	350	(130)	41,5	30,5	22,9	130	47	82	(90)	23,5	45,6
Maximum	375	390	148	54	39,5	28	147	58	95	113	28,5	66,7
Adultes, âge croissant:												
série, colone de M2 enintacte . .	—	—	(130) (1)	47,4 (8)	33,7 (8)	24,8 (11)	141,3 (4)	54,3 (10)	88,8 (5)	96 (4)	25,3 (9)	53,8 (8)
ie, colonnette M3 encore ine	359,8 (4)	376,3 (3)	142,6 (5)	47,5 (15)	34,2 (16)	25,5 (16)	142,2 (9)	51,2 (13)	91,3 (12)	99,4 (9)	25,2 (15)	56,1 (14)
sie, colonnette eM3 plus ou s usée . .	350 (2)	367,5 (2)	143 (3)	47,9 (5)	35,4 (4)	24,8 (4)	133,7 (4)	49 (4)	86 (6)	101,5 (2)	26,3 (3)	56,5 (4)

E e parenthèses les nombres des mesures intervenant dans les moyennes.

Tableau 6. — *Mandibules.*

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	K
	Longueur jusqu'au trou mentonnier	Distance de l'arrière de M3 à trou mentonnier	Haut sous milieu de M3	Largeur à l'angle de la mandibule	Distance de rangée dentaire à trou mentonnier	Epaisseur du diastème au niveau de la haut. minima	Distance de M1 à trou mentonnier	Longueur de M1 à la surf. d'usure	Angle rangée dent direction du diastème	Distance de M1 à la symphyse (intérieur)
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	degrés	mm
Juvéniles, jusqu'à sortie de M1 (environ 5 mois) .	171 (14)	—	—	53 (17)	33,6 (18)	6,8 (19)	94,9 (18)	—	25½ (20)	102,9 (17)
Juvéniles, jusqu'à sortie de M2 (environ 6 à 16 mois)	189,2 (13)	—	—	61,4 (17)	38,9 (19)	8,4 (20)	100 (19)	—	23¼ (21)	108,8 (18)
Subadultes, jusqu'à sortie de M3 (env. de 17 mois à 2 ans env. .	259,3 (17)	192 (2)	57,8 (7)	79,2 (20)	52,4 (22)	11,6 (28)	111 (25)	27,3 (33)	26¼ (17)	117 (24)
Adultes (plus de 2 ans)	308 (7)	199,2 (17)	58 (22)	96,8 (10)	60,6 (30)	14,1 (32)	112,2 (31)	24,7 (30)	25 (24)	118 (31)
Adultes Minimum	291	185	54	89	54	12,4	104	21,5	21	108
Maximum	(325)	215	66	(102)	72	17,5	126	27	31	127
Adultes âge croissant:										
1re série, colonnette de M2 encore intacte . .	—	205,7 (3)	56,9 (5)	—	61,4 (10)	13,6 (12)	114,2 (11)	25,5 (11)	24¾ (7)	119,1 (11)
2e série, colonnette de M3 encore intacte	313,2 (5)	199,1 (10)	58,8 (11)	95,7 (6)	59,6 (16)	14,4 (16)	110,9 (16)	25,2 (13)	24¾ (13)	117,8 (16)
3e série, colonnette de M3 plus ou moins usée . .	295,5 (2)	195,4 (4)	57,1 (6)	95,6 (4)	63 (4)	14,6 (4)	112,2 (4)	22,3 (6)	26¾ (4)	115,5 (4)

Entre parenthèses les nombres des mesures intervenant dans les moyennes.

s'agit de fragments plus ou moins détériorés, la plupart des mesures ne sont plus qu'approximatives quand elles ne sont pas impraticables et les moyennes alors s'établissent sur des nombres dérisoires de cas. J'ai donc dû me rabattre sur des mesures théoriquement moins favorables, mais au moins possibles. Ce sont celles qui font l'objet du tableau 6.

Les mesures A, B, E et G se comprennent facilement; dans tous les cas il s'agit du rebord proximal du trou mentonnier. J'ai dit que la position du trou était très fluctuante, mais l'extrémité distale de la branche horizontale (pars incisiva) est très fragile et il est rare que le point alvéolaire (infradentale) puisse être reconnu avec assez de précision. A remplace donc le nº 1 de Duerst, B correspond au nº 14, E et G se prennent respectivement en avant de PM3 et de M1, au rebord de l'alvéole dentaire.

C est la mesure analogue au nº 8, mais prise sous le milieu de M3. J'ai préféré cette mesure au nº 6 (en arrière de M3) parce que je pouvais la prendre même sur les subadultes et même quand M3 était encore partiellement engagée dans son alvéole.

D remplace le nº 12 pour la même raison: M3 en cours d'éruption. J'ai préféré mesurer la largeur de l'angle dans l'angle même au lieu de la prendre de l'arrière de M3.

J'ai mesuré l'épaisseur F du diastème au niveau même où se prend la hauteur minima nº 10.

H est la longueur maxima de la couronne de M1.

I est une mesure d'angle que j'ai imaginée pour évaluer, même sur des fragments, le recourbement plus ou moins accentué de la mandibule vers le haut: au moyen de pâte à modeler, je colle une tigelle de fil métallique bien rectiligne parallèlement à la surface de mastication estimée par la série des crêtes dentaires; je colle ensuite une deuxième tigelle dans l'axe de la branche distale, le long du diastème. Il ne reste plus qu'à lire l'angle formé, par un procédé quelconque. La précision dépend grandement de la finesse des tigelles et de leur parfaite rectitude.

K se mesure du rebord alvéolaire antérieur de M 1 à l'angle, en général bien net, que dessine le rebord postérieur de la symphyse. Cette mesure se prend par l'intérieur de la mandibule.

Analyse des tableaux et commentaires.

Remarquons d'abord le nombre imposant de mandibules juvéniles. Malgré leur fragilité — j'en ai éliminé une trentaine — elles restent plus nombreuses que celles d'adultes. Ainsi se confirme l'abattage précoce du bétail. Il n'y a pas de doute que les palafitteurs appréciaient la viande tendre des veaux. Cela résulte des nombres suivants:

Avant la sortie de M1 (jusqu'à 5 mois ?)	23	pièces	mesurables
Avant la sortie de M2 (de 6 à 16 mois ?)	26	»	»
Avant la sortie de M3 (de 17 mois à 2 ans ?) . .	35	»	»
Dentition définitive (plus de 2 ans ?)	35	»	»

Pittard et Reverdin [1] avaient déjà relevé le fait, cependant ils considéraient que le bœuf n'était pas abattu très jeune, au contraire du porc. Mais, d'après Ellenberg et Baum, la dentition de lait est complète dès la naissance dans les races précoces de bœuf, elle le devient en quelques jours, au plus tard en trois semaines, dans les races tardives. Si donc on ne trouve pas de mandibules à dentition de lait incomplète (très jeunes, de Pittard et Reverdin) c'est sans doute que la race *brachyceros* était précoce.

Comme il est plutôt rare de pouvoir prendre toutes les mesures sur une pièce, il m'a paru indispensable, malgré la surcharge des tableaux qui en résulte, de donner entre parenthèses, pour chaque moyenne, le nombre de mesures qui a servi à la calculer. On voit ainsi quelles sont les moyennes dont les valeurs sont indéniables et quelles sont celles qui sont sujettes à caution. Les âges approximatifs, dans la première colonne, sont ceux d'une race qui ne serait ni précoce ni tardive. Il est probable qu'en fait la race était précoce, en tout état de cause ces âges n'ont que la valeur d'une indication.

Quand une mesure est incertaine, sur du matériel détérioré, les auteurs la donnent entre parenthèses. C'est ce que j'ai fait dans mes tabelles de mensurations, mais dans les moyennes j'ai fait abstraction de ces incertitudes; seule la moyenne n° 1 pour les subadultes, résultant de trop d'incertitudes, est donnée comme approximative malgré son air de précision. Dans les deux tableaux je donne comparativement les moyennes de quatre groupes d'âge,

[1] *Arch. suisses d'Anthrop. générale*, 1921, IV, p. 259-271.

et en outre, pour les adultes, les mesures minima et maxima que j'ai trouvées. Pour terminer, il m'a paru intéressant de classer les adultes selon l'âge croissant évalué en fonction de l'usure des molaires et, singulièrement, du degré d'abrasion de la colonnette appliquée entre les éléments de la dent à l'extérieur. J'ai choisi ce moyen comme pis-aller, il n'aurait aucune valeur dans la comparaison d'individu à individu.

Les mesures de longueur confirment l'observation faite sur la dentition supérieure. Dans chaque mesure, telle que les n[os] 1, 2, 15, 16 et 17, et les lettres A, B, D, H, K, la moyenne augmente avec la croissance puis diminue d'évidence chez les adultes qui prennent de l'âge. La rangée dentaire se raccourcit avec l'usure progressive et corrélativement la mandibule subit une involution, se rétracte, en quelque sorte. En définitive, les plus grandes mandibules sont celles d'individus adultes jeunes et, dans une comparaison, il faut considérer l'état des dents pour évaluer sainement la taille de l'individu.

D'autre part, l'examen de restes divers m'amène à reconnaître, dans les jeunes individus de S[t]-Aubin une notable proportion de mâles de belle taille. Leur présence, pour les mandibules, est difficile à démontrer, mais elle peut contribuer à augmenter certaines moyennes des jeunes. Si l'évaluation de la taille au garrot, telle que la propose Duerst, est valable dans cette race, nous aurions les hauteurs suivantes (longueur de la mandibule = 86% de la longueur basale du crâne, laquelle vaut 35% de la hauteur au garrot. Donc, longueur de la mandibule = 30,1% de la hauteur au garrot):

Juvéniles I (jusqu'à 4 à 6 mois)	env. 62,5 cm
Juvéniles II (» env. 18 mois)	env. 69 »
Subadultes (jusqu'à env. 30 mois)	env. 88,5 »
Adultes	env. 107,5 »

Seule de toutes les longueurs, celle du diastème, n° 18, augmente encore tardivement. Cela se comprend si l'on considère la contraction progressive de la rangée des dents, les mandibules se rétractant à ce niveau, le diastème s'allonge d'autant. Cette évolution est bien exprimée par le rapport de la longueur du diastème à la longueur de la rangée dentaire (n° 18 sur n° 15); on trouve:

Subadultes, env. 61%; adultes I, env. 68%; adultes II, 70%; adultes III, env. 76%. La moyenne pour l'ensemble des adultes s'établit à 70,6%.

On remarquera que la distance G, de M1 au trou mentonnier, atteint son maximum dans la première série d'adultes déjà. Il en est de même de la distance K, de M1 à la symphyse, mesure que je préfère à la précédente parce que moins fluctuante. Cela vient de la présence de quelques individus de forte dimension dans cette série, de jeunes mâles probablement. Pour donner une idée de la variabilité j'ai tenu compte de l'âge puisque manifestement les

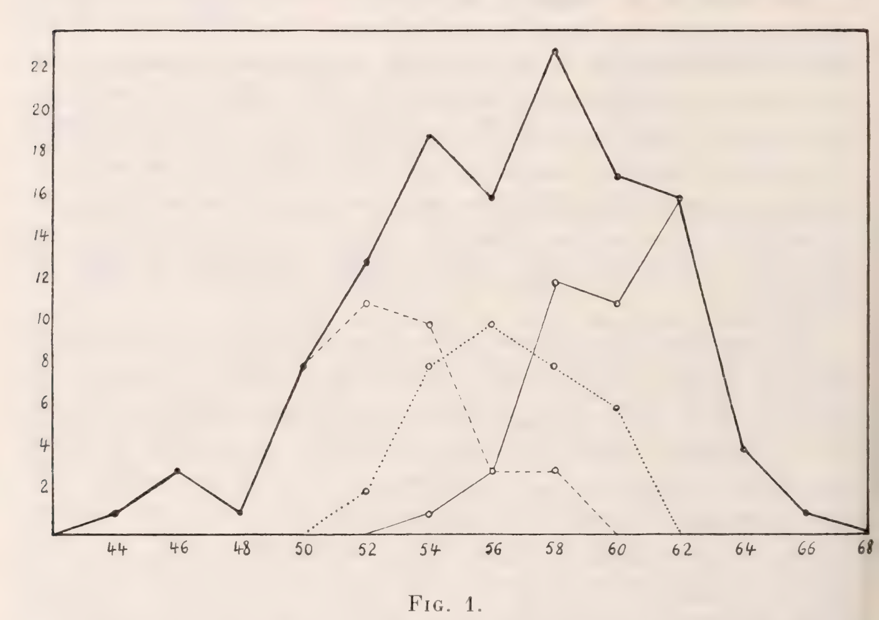


Fig. 1.

Courbes de variation de la longueur de la rangée des prémolaires ou des dents de lait. En pointillé, 40 adultes; en ponctué, 34 subadultes; en trait fin, 40 juvéniles; en trait épais, ensemble du matériel, 122 pièces.

moyennes en dépendaient. J'ai choisi la longueur de la rangée des prémolaires pour que la courbe corresponde à un nombre suffisant de mesures. Chez les jeunes, il s'agit naturellement de la rangée des dents de lait (fig. 1).

Le décrochement dans la courbe totale peut être attribué à la chute de la troisième dent de lait, car à ce moment la rangée est brusquement raccourcie de la différence entre cette dent et PM3 qui la remplace. Ce fut du moins ma première impression. Mais les deux sommets de la courbe des juvéniles ne sauraient s'expliquer de cette manière. Pour les juvéniles, je suis tenté d'y voir une

différence sexuelle, sans pouvoir le démontrer, d'ailleurs. Une autre présentation des faits donne l'impression que ces doubles sommets peuvent n'être qu'accidentels. La figure 2 représente la corrélation entre cette mesure et l'âge. J'ai sérié toutes les pièces selon leur degré d'usure et représenté par un point l'abscisse correspondant à la longueur des prémolaires (ou des dents de lait). J'obtiens une bande de points dont la largeur est fonction de la variabilité de la

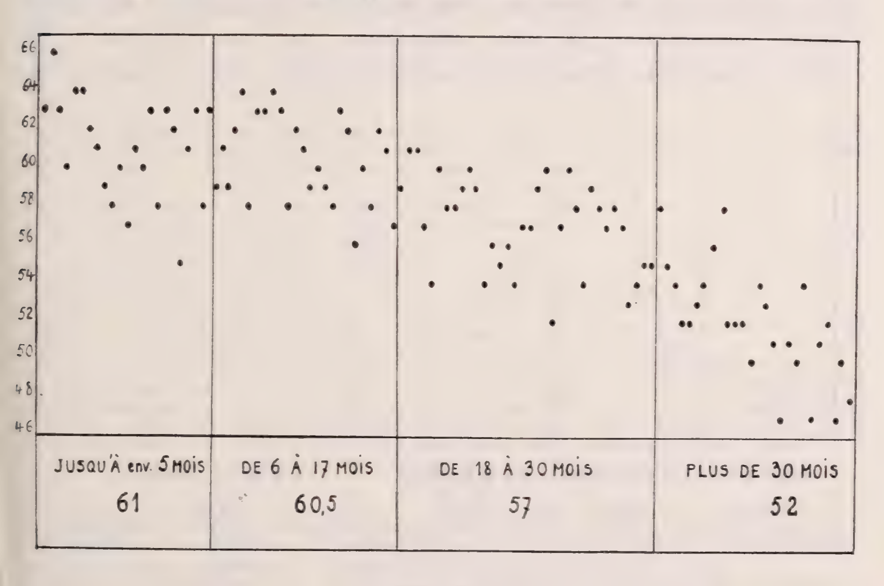


Fig. 2.

Longueur des prémolaires ou des dents de lait en corrélation avec le degré d'usure croissante des dents. Dans chaque section, la moyenne correspondante.

mesure et dont la direction oblique descendante exprime bien la régularité avec laquelle cette mesure diminue avec l'âge.

Il n'apparaît pas qu'il y ait de saut brusque au moment de la chute de la troisième dent de lait, ni d'ailleurs d'indice de différence sexuelle.

J'ai établi un graphique analogue pour la distance K, de M1 à la symphyse. (fig. 3).

On voit que la dispersion des points, chez les juvéniles du premier âge, est relativement faible, puis, assez brusquement, la répartition s'étale, elle semble atteindre son maximum chez les subadultes. Mais rien ne permet de définir ce qui, dans le phénomène, est imputable à une différence sexuelle. J'ajoute que rien dans ces

figures ne donne l'impression d'une concomitance de plusieurs races; il n'y a pas à Saint-Aubin de mélange racial.

Considérons les deux rapports que j'ai calculés. Le premier, rapport $\frac{30}{8}$, de l'épaisseur à la hauteur sous M1, qu'on pourrait appeler indice d'épaisseur de la mandibule, augmente progressivement avec l'âge, c'est-à-dire que la mandibule devient de plus en plus massive. Une représentation graphique analogue à celle de la figure 3 montrerait la même dispersion, un peu progressive. Là encore, malgré la présence de points détachés dans le haut de la

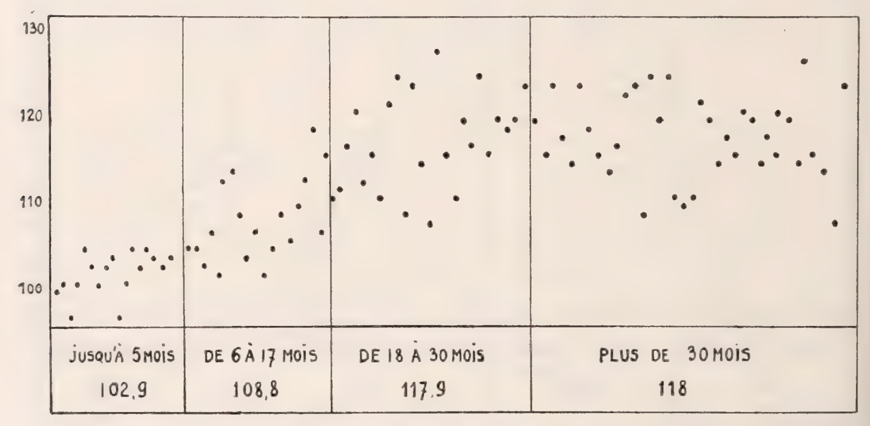


Fig. 3.

Distance de la première molaire à la symphyse, en corrélation avec l'âge. Dans chaque section, la moyenne correspondante.

bande, une différence sexuelle est indémontrable. Le second rapport, $\frac{F}{10}$, de l'épaisseur à la hauteur du diastème, donc indice d'épaisseur du diastème, varie de curieuse façon (fig. 4).

La courbe totale est bimodale, les courbes partielles sont régulières. Le premier sommet correspond au mode de la courbe juvénile, le second au total des deux maximums des subadultes et des adultes. Il semble que l'épaississement relatif du diastème soit brusque, que le passage de l'état gracile des juvéniles à l'épaisseur accrue des subadultes se fasse en peu de temps, en sorte que les chances de trouver des pièces d'épaisseur intermédiaire soient faibles, d'où cette ensellure de la courbe totale. Une figure semblable aux précédentes montrerait, en effet, une bande horizontale jusqu'au

milieu du deuxième stade juvénile, et, à partir de là, une bande montante à dispersion plus accentuée.

Il me reste à commenter la valeur de l'angle I du diastème et de la branche horizontale que j'ai défini plus haut. Les fluctuations des moyennes dans les diverses séries d'âge montrent que sa valeur est presque indépendante de la croissance. La variation est régu-

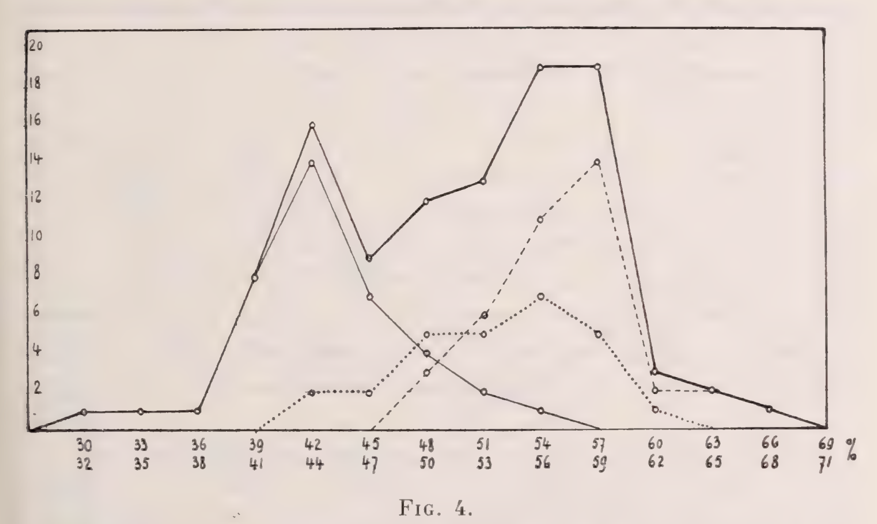


FIG. 4.

Indice d'épaisseur du diastème. En pointillé, courbe de variation pour 39 adultes; en ponctué, 27 subadultes; en trait fin continu, 39 juvéniles; en trait épais, courbe de variation de l'ensemble des 105 pièces.

lière, donne une courbe en cloche avec un mode pour les valeurs 23-24°.

15 à 16	17 à 18	19 à 20	21 à 22	23 à 24	25 à 26	27 à 28	29 à 30	31 à 32	33 à 34
0	1	4	14	20	17	16	8	3	0

Pour avoir des points de comparaison, j'ai mesuré cet angle sur quelques mandibules du musée de Genève:

Vache de race de Simmenthal	24°
B. t. brachycephalus (race romaine d'une fouille de Genève)	25°
Taureau subadulte, race d'Hérens	28°
Taureau adulte, race des Romagnes	32°
Bœuf ñatos	48°

Wettstein, dans les restes de l'Alpenquai, signale de grosses pièces qui se distinguent par la rectitude de leur branche horizontale et qu'il attribue à une race domestique dérivant de *B. primigenius*. Il serait intéressant de savoir si l'angle que je mesure exprimerait le caractère observé. En tout cas, à Saint-Aubin, dans les mandibules, je ne trouve rien qui corresponde à cela. J'en donne pour preuve les dessins à la chambre claire. J'ai dessiné toutes les

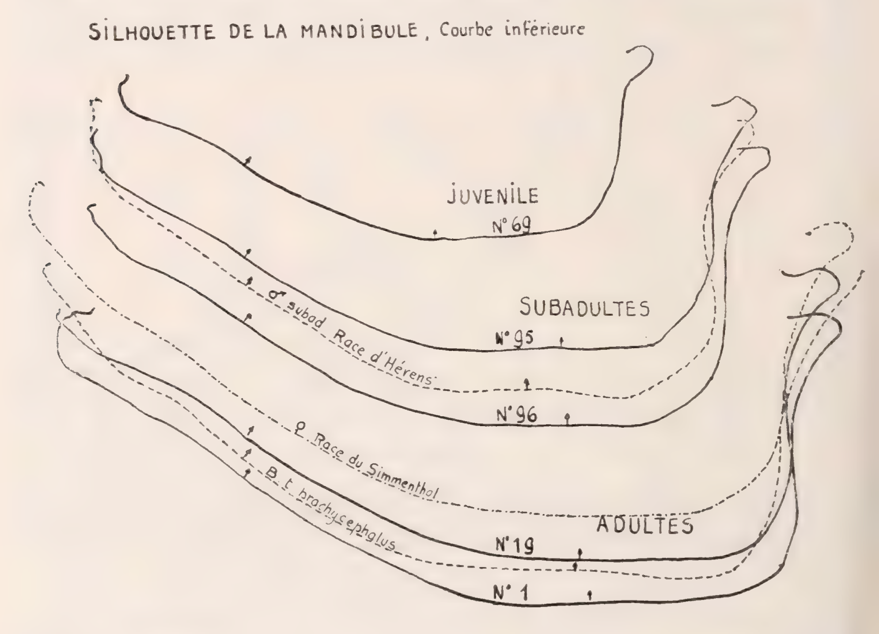


Fig. 5. — *Mandibules inférieures.*

Toutes les silhouettes sont dessinées à la même échelle. Les flèches indiquent pour chacune d'elles la direction des extrémités de la rangée dentaire.

mandibules entières à la même échelle. Elles sont d'une remarquable similitude. J'ai extrait de ces silhouettes quelques échantillons qui composent la figure 5.

Deux mandibules adultes de grande taille (grande pour du *brachyceros*), deux subadultes et une juvénile. J'ai intercalé, pour comparaison, toujours à la même échelle, une mandibule de *B. t. brachycephalus* romain, provenant de Genève, et décrite par Revilliod [1] qui signale sa forme plus arquée et son bord inférieur

[1] *Arch. des Sc. phys. et nat.* 1926, vol. 8, p. 73.

convexe, une autre d'une vache de Simmenthal, qui me sert de témoin dans toutes mes mensurations, et, entre les subadultes, celle d'un jeune taureau d'Hérens. On se rend bien compte du relèvement à leur extrémité des mandibules de la race romaine et de la race d'Hérens, convexité plus marquée que dans la race de Simmenthal et surtout que dans la race palustre. On voit aussi que si les plus grandes mandibules de Saint-Aubin restent en deçà des races romaine et actuelle, elles ne s'en écartent en somme qu'assez peu. Il est vrai que la vache de Simmenthal qui me sert de témoin est un individu de petite taille. J'ai tenté une contre-épreuve, j'ai reporté sur un même calque toutes les courbes des mandibules de Saint-Aubin rapportées à une même base, celle de la rangée dentaire. Leur superposition est remarquable. Il n'y a donc aucune raison de supposer que les plus grandes d'entre elles proviennent d'une race différente. Elles ont bien toutes le même gabarit. La courbe de *brachycéphale*, au contraire, recoupe en remontant la ligne des *brachyceros* tandis que celle de Simmenthal s'allonge en avant, prouvant ainsi que son diastème est relativement plus allongé.

Les dimensions données par les auteurs correspondent bien à celles que j'apporte ici: Wettstein, Alpenquai, p. 106, Kuhn, thèse, p. 563, 653, 693, Obermeilen, p. 131, Hescheler et Rüeger, p. 479.

Kuhn publie un tableau comparatif pour diverses mesures avec les résultats de Wettstein et de David (Kuhn, Obermeilen, p. 131). Les formes *primigenius* de David, de Moosseedorf 1897 et de Front 1897 sont nettement plus grandes que les plus grands individus de Saint-Aubin. Par contre, je ne vois guère les raisons qui militent en faveur de l'existence d'une race *primigenius* à Lattringen et encore moins de celle de formes intermédiaires. Quand le matériel est peu abondant, les auteurs semblent trop tentés de créer des catégories artificielles et paraissent avoir souvent sous-estimé l'amplitude des variations individuelles et peut-être l'importance des différences sexuelles.

A l'opposé, il est remarquable que le bétail du Schlossberg (Duerst 1904) soit si petit. Le bœuf de cette station est comparable aux subadultes de Saint-Aubin et presque à nos juvéniles.

Je donne pour terminer le classement des mandibules d'adultes

selon la longueur de la rangée dentaire, conformément aux catégories de HESCHELER et RÜEGER:

126-130	131-135	136-140	141-145	146-150	151-155
1	6	8	12	7	0

Il n'y a rien ici qui rappelle les fragments volumineux rapportés à l'Aurochs (Egolzwil, p. 450).

L'OMOPLATE

La couche IV a fourni 46 restes d'omoplates. Aucune n'est entière. La plupart sont réduites à des fragments où seuls peuvent être mesurés le col et la cavité glénoïde. Mais si les lamelles osseuses des fosses sont brisées ou ébréchées, les parties épaisses, bord inférieur (bord caudal) et base de l'épine, ont résisté aux chocs et aux frottements. On peut alors, même sur un os brisé, évaluer la direction générale de ces épaississements, qui sont l'armature même de l'omoplate, et mesurer l'angle qui les sépare (nº 20 de DUERST).

Cet angle vaut en moyenne 28°, il varie en général entre 27° et 30º, mais les extrêmes que j'ai trouvés sont 23° et 32° (23 mesures). Une omoplate de vache de Simmenthal accuse pour cet angle 31°.

TABLEAU 7. — *Omoplate.*

		Hauteur du col.	Longueur de la cavité glénoïde	Largeur de la cavité glénoïde	Rapport $\frac{13}{11}$
		8 mm	11 mm	13 mm	%
Jeunes	Minimum	22,5	31	26	79,2
	Moyenne	30,4	37,6	31,6	84,9
	Maximum	39	48	38	91,9
Adultes	Minimum	42	(44)	40	81,7
	Moyenne	47,9	50	44,5	88,2
	Maximum	61	58	53,5	95,8

Les moyennes sont basées sur 10 à 13 mesures pour les jeunes, sur 24 à 26 mesures pour les adultes.

Quant à la longueur, je n'ai pu l'évaluer que dans quatre cas, toutes mesures approximatives: en mm. (266), (295), (300), (305). J'ai en outre quelques omoplates juvéniles dont la longueur dans quatre cas mesurables vaut: 160, (180), 184 et (186) mm.

Le tableau 7 résume les mesures du col et de la cavité glénoïde.

L'HUMÉRUS

L'humérus ne se trouve jamais en entier dans les fouilles de Saint-Aubin; c'est d'ailleurs un fait quasi-général dans les palafittes suisses. Force est donc de considérer séparément les fragments proximaux et distaux. D'ailleurs les parties proximales elles-mêmes sont rares et réduites à des morceaux très détériorés où il est difficile de prendre des mesures satisfaisantes. Sur les neuf fragments retrouvés, six proviennent de jeunes individus à épiphyse non soudée ou à suture encore visible. Trois d'entre eux ont des dimensions atteignant celles de la vache de Simmenthal qui me sert de témoin. Reverdin les a qualifiés de « Grand Bos ». En l'absence de point de comparaison, je suppose qu'on peut aussi bien les attribuer à de jeunes taureaux domestiques de belle taille qu'à de jeunes femelles sauvages. Il ne faut pas perdre de vue, en effet, que ces fortes dimensions sont celles de largeur et d'épaisseur et qu'elles expriment surtout la massivité de l'os qui me paraît être un bon caractère sexuel secondaire.

On peut s'étonner de la relative abondance de ces épiphyses d'humérus jeunes, de même que je trouve surprenante la proportion des épiphyses proximales attribuables à l'Aurochs dans le matériel d'Egolzwil (la moitié des restes à peu près). Cette abondance relative de jeunes dans la rareté manifeste des fragments proximaux fait supposer que les palafitteurs utilisaient de préférence les os d'adultes, pour l'extraction de la moelle. Mais alors cela indiquerait une préférence pour la moelle jaune. Je ne pense pas que la moelle rouge des jeunes soit gastronomiquement inférieure, je crois plutôt que le choix s'explique et se justifie dans le cas d'une utilisation industrielle de la moelle sans doute pour l'assouplissement et le tannage des peaux.

Je ne donne aucune mesure, car dans aucun cas je n'ai pu mesurer même le plus grand diamètre proximal que donnent la

plupart des auteurs. Par contre, les fragments distaux se présentent souvent dans un état de conservation remarquable, ils sont abondants et souvent indemnes. Après élimination de divers fragments non mesurables dont quelques très jeunes sans épiphyse, il reste 57 pièces, 29 gauches et 28 droites, la plupart permettant presque toutes les mesures. Cependant, dans 16 cas seulement j'ai pu mesurer l'épaisseur minimale de la diaphyse et le diamètre correspondant (nos 9 et 16). Six des fragments montrent encore la suture de l'épicondyle ou de l'épitrochlée, six autres sont privés d'un de ces tubercules. Je ne les ai pas éliminés pour le calcul des moyennes, malgré que ce fussent des subadultes, leurs dimensions s'intercalant dans l'ensemble sans modifier les résultats.

TABLEAU 8. — *Humérus. Extrémité distale.*

		Largeur minim. diaphyse	Largeur maxim. épiphyse	Largeur surface articulaire	Diamètre minim. diaphyse	Diamètre épitrochlée	Diamètre épicondyle	Diamètre minim. trochlée	Largeur trochlée	Rappor[t] $\frac{21}{A}$
		9 mm	10 mm	11 mm	16 mm	17 mm	18 mm	21 mm	A mm	%
57 pièces	Minimum	23,7	64	57	28,8	65	45	27	42	58,
St-Aubin	Moyenne	30,4	73,5	68,3	39	74,5	51,5	30,4	47,8	63,
	Maximum	35,8	93	82	46,8	89	59	34,3	58	70
Vache de Simmenthal		37,5	90	78	49	88	60	30,8	54	76

On voit que certaines mesures maxima de Saint-Aubin dépassent, quoique de peu, celles de la petite vache de Simmenthal qui me sert de témoin. Mais on remarquera que ce sont surtout celles qui concernent les surfaces articulaires. Dans d'autres stations telles qu'Egolzwil (p. 453) de tels gros exemplaires abondent, et leurs mesures s'intercalent entre les moyennes de la race des tourbières et celles de l'Aurochs. Quelle est la nature de ces restes ? Race particulière, dite *primigenius* ou taureaux de forte taille de la petite race ou encore jeunes vaches sauvages ? Sérions les pièces selon les valeurs croissantes de la largeur de l'épiphyse distale, nous obtenons :

61 à 65	66 à 68	69 à 71	72 à 74	75 à 77	78 à 80	81 à 83	84 à 86	87 à 89	90 à 92	93 à 95
2	3	7	11	14	3	1	1	3	1	1

Il semble bien, en effet, qu'un petit nombre d'individus dépassent à droite les limites de la variation probable, disons 5 sur 47. Mais n'oublions pas que nous classons, en ce faisant, en fonction d'une dimension qui a toutes chances de présenter une notable différence sexuelle. Pour permettre une comparaison je présente le même classement conformément aux catégories choisies par HESCHELER et RÜEGER pour Egolzwil, il vient alors:

	61 à 65	66 à 70	71 à 75	76 à 80	81 à 85	86 à 90	91 à 95	96 à 100	101 et plus
Saint-Aubin .	2	7	17	14	2	3	2	0	0
Egolzwil . .	10	62	35	14	22	26	13	16	20

Ce n'est qu'arbitrairement qu'il faudrait, à Saint-Aubin, admettre une limite à 80 pour conclure à la présence de quelques individus d'une race différente. La courbe de variation du diamètre à l'épitrochlée montrerait aussi cette même présence d'individus de dimensions insolites, mais ils ne se détachent plus de l'ensemble:

Diamètre à l'épitrochlée (n° 17).

61 à 63	64 à 66	67 à 69	70 à 72	73 à 75	76 à 78	79 à 81	82 à 84	85 à 87	88 à 90	91 à 93
0	2	5	13	10	6	3	2	2	2	0

Je donne encore la variation du rapport du diamètre à la largeur de la trochlée; ici, plus trace de divergence, la courbe serait presque régulière, symétrique, avec une variation de 58 à 71. Or, pour ce rapport, la vache de Simmenthal accuse 76. Les grosses pièces de Saint-Aubin, quant à ce caractère, n'offrent aucune analogie avec le bétail actuel.

Rapport du diamètre à la largeur de la trochlée (21 sur A).

56 à 57	58 à 59	60 à 61	62 à 63	64 à 65	66 à 67	68 à 69	70 à 71	72 à 73
0	5	7	10	17	12	5	1	0

Il serait intéressant de connaître les particularités de la race *primigenius* des auteurs à ce sujet. En attendant, je crois plus simple d'attribuer à des mâles de la race *brachyceros* les pièces les plus massives de Saint-Aubin.

LE RADIUS

Je n'ai pu mesurer la longueur totale, nº 2 de Duerst, que sur cinq radius seulement, trois d'adultes: 249,253 et 274 mm, et deux de jeunes individus, l'un, 212 mm., présentant encore les sutures proximale et distale, l'autre, 268 mm., avec la suture distale seulement. Deux autres radius de subadultes seraient entiers sauf l'absence de l'épiphyse distale. Par contre beaucoup d'extrémités proximales ou distales sont en bon état de conservation et après élimination d'un petit nombre de fragments j'ai pu prendre presque toutes les mesures sur 74 extrémités proximales dont 67 d'adultes et 53 extrémités distales dont 35 d'adultes.

Extrémités proximales du radius.

Je ne retiendrai que six mesures pour établir le tableau 9: quatre selon Duerst et deux nouvelles: A qui est la largeur de la cavité glénoïde correspondant à la trochlée de l'humérus et B, le

Tableau 9. — *Radius. Extrémité proximale.*

	Largeur extrémité proximale	Diamètre antéro-post.	Largeur surf. articul.	Diamètre surf. articul.	Largeur cavité glénoïde	Diamètre surf. articul. partie extérieure	Rapport $\frac{12}{6}$	Rapport $\frac{13}{7}$	Rapport $\frac{A}{7}$	R… p…
	6	12	7	13	A	B				
7 « jeunes » . .	64,9	35,1	61,1	31,1	33,3	18,1	53,2	50,2	53,7	5…
67 adultes Minimum	64	32	60	29	32	17	46,8	44,9	47,5	5…
Moyenne	75,4	37,1	68,5	32,8	36,9	20,9	50,1	48	54	6…
Maximum	88,5	45	82	39	41	27	56,2	52,4	57,8	7…
Vache du Simmenthal .	90	45	80	41	41	31	50	51,3	51,2	…

diamètre de la surface articulaire extérieure correspondant au condyle de l'humérus.

On voit ici, comme dans bien d'autres cas, que les plus grands individus atteignent sensiblement la taille de la vache-témoin.

Dans ce matériel, Reverdin avait extrait et mis de côté deux fragments du « Grand Bos » que j'ai repris. Ils se situent effectivement au maximum des courbes, mais sans hiatus. Je ne vois pas de raison de les séparer de l'ensemble. Ils figurent dans la série des largeurs croissantes de la surface articulaire proximale:

55 à 57	58 à 60	61 à 63	64 à 66	67 à 69	70 à 72	73 à 75	76 à 78	79 à 81	82 à 84	85 à 87
0	1	6	17	30	8	5	2	1	1	0

Il y aurait quelque arbitraire à les en extraire. La série comprend les individus à épiphyse non ou à peine soudée, mais ces jeunes ne se distinguent guère, par la taille, des adultes. Un de ces adultes même fait figure de nain et mériterait tout autant que les Grands Bos d'être mis à part et attribué, lui, à une souche naine ! Il semble donc bien, décidément, que les auteurs aient fait un peu trop abstraction de l'amplitude de variation dans la race des tourbières quand ils ont admis certaines limites de dimensions. Hescheler et Rüeger admettent une variation de 61 à 80 pour cette largeur, à Saint-Aubin, je trouve 60 à 82; dans ce cas, la correspondance est satisfaisante.

La variation des autres mesures offrirait les mêmes caractéristiques. Celle des rapports est plus instructive. Voici comme exemple celle du rapport du diamètre à la largeur de la surface articulaire:

45%	46%	47%	48%	49%	50%	51%	52%	53%	54%
2	14	9	15	17	5	1	3	1	1

La courbe s'annonce bimodale avec des maximums à 46 et à 49. Le rapport du diamètre à la largeur de l'extrémité proximale (12 sur 6) affecterait la même allure, comme aussi celui de la largeur de la cavité glénoïde à son diamètre (A sur 13). Par contre le rapport A sur 7, largeur de la cavité glénoïde sur largeur de la surface articulaire, donne une courbe unimodale, de même le rapport B sur 13. Ainsi, les rapports de largeurs à largeurs ou de diamètres à diamètres varient régulièrement, au contraire les rapports des diamètres aux largeurs révèlent un matériel hétérogène. Je pense que ces courbes bimodales répondent à des différences sexuelles. Cependant, ces rapports varient avec la croissance. Pour le prouver,

j'ai calculé la moyenne de chaque série de grandeur croissante de la largeur de la surface articulaire; j'obtiens:

	Jeunes	61 à 63	64 à 66	67 à 69	70 à 72	73 à 75	76 et plus
Moyennes	50,2	49,8	48,4	47,7	47,3	48,1	47,3

J'admets que l'os des mâles est plus massif et je suppose que l'augmentation de valeur de l'avant-dernière moyenne est provoquée par la présence de ces jeunes mâles de fortes dimensions déjà signalés pour l'humérus, par exemple. On verra, quand il sera question des phalanges pour lesquelles j'ai comparé avec du matériel récent que les os de jeunes mâles peuvent en effet, malgré leur grande taille, offrir des caractères encore juvéniles.

Extrémités distales du radius.

Le tableau 10 résume les principales mesures prises.

Tableau 10. — *Radius. Extrémités distales.*

	Largeur extrémité distale 9 mm	Largeur, surface articul. 10 mm	Diamètre extrémité distale 15 mm	Diamètre surface articul. 16 mm	Distance A mm	Distance B mm	Rapport 16/10 %	Rapport A/B %
16 jeunes, Saint-Aubin .	64	59	—	42,3	25,1	24,6	68,8	102,5
28 adultes . . .	66,9	61,4	48,8	43,7	24,3	24,8	72,2	98,4
33 adultes (compris 5 grosses pièces)	68,7	62,9	49,7	44,5	25,2	25,5	71,8	100,1
7 « Grands Bos ».	77,4	72,7	56,8	50,7	28,8	27,5	70,1	105,1
Vache de Simmenthal .	83	76	61	53	30	30	69,7	100

La distance A est celle qui sépare le sommet de l'apophyse styloïde du cubitus du point marquant la limite antérieure entre les facettes articulaires de l'ulnaire et de l'intermédiaire.

B est la distance du point précédent au point marquant la limite antérieure entre les facettes de l'intermédiaire et du radial.

Comme l'écart de certaines mesures entre les pièces normales et les grosses pièces attribuées par Reverdin au Grand Bos est bien net, j'ai pu pour la première fois et sans arbitraire donner les moyennes séparées. Les moyennes de cinq grosses pièces figurent donc deux fois dans le tableau, d'abord dans les moyennes générales d'adultes, ensuite, séparément. Les moyennes des mâles présumés sont basées sur sept pièces dont la largeur articulaire atteint ou dépasse 70 mm. La plus volumineuse d'entre elles atteint presque les dimensions de la vache-témoin. Deux de ces pièces sont des épiphyses non soudées, je ne les ai pas fait entrer en ligne de compte pour les moyennes des individus jeunes. Il n'est pas exclu d'ailleurs que ces deux fragments puissent provenir de jeunes femelles sauvages. Il saute aux yeux que les valeurs des rapports calculés rapprochent nettement les épiphyses distales de ces « Grands Bos » des épiphyses des jeunes qui sont des subadultes. Quoique volumineux, ils conservent encore des caractères juvéniles. Je donne encore la variabilité des largeurs des surfaces articulaires distales groupées de deux en deux unités pour montrer à quel point se détachent du lot celles des grands individus que je tiens pour des mâles et les mêmes valeurs par catégories de cinq en

Tableau 11. — *Radius. Largeur de l'articulation distale.*

	54 à 55	56 à 57	58 à 59	60 à 61	62 à 63	64 à 65	66 à 67	68 à 69	70 à 71	72 à 73	74 à 75	76 à 77
Subadultes	0	5	2	2	1	1	0	0	1	1	0	0
Adultes	0	3	5	8	7	4	2	0	1	1	3	0
Ensemble	0	8	7	10	8	5	2	0	2	2	3	0

	Idem. Catégories de 5 en 5 unités.					
	55 à 60	61 à 65	66 à 70	71 à 75	76 à 80	81 à 85
St-Aubin	21	17	3	6	0	0
Egolzwil	20	29	5	8	19	3

cinq unités pour permettre la confrontation avec le matériel d'Egolzwil (p. 453).

Au delà de 85, Hescheler et Rüeger admettent qu'il s'agit de l'Aurochs. Ils renoncent à donner la limite attribuable à la race *brachyceros*.

LE CUBITUS

On ne trouve jamais que des fragments en plus ou moins mauvais état. Je suis étonné de la proportion des pièces juvéniles, c'est-à-dire de fragments où le tubercule de l'olécrane n'est pas encore soudé. C'est ainsi que je dispose de 42 pièces de jeunes individus de toutes tailles contre 18 seulement provenant sûrement d'adultes. Je me contenterai de fournir le tableau 12, en

Tableau 12. — *Cubitus.*

	Hauteur cavité sigmoïde	Longueur olécrane	Largeur articulation	Diamètre minim. olécrane	Largeur minim. olécrane	Hauteur articulation	Rapport 13/5	Rapport 7/B
	3 mm	5 mm	7 mm	13 mm	A mm	B mm	%	%
42 jeunes . . .	27,5	—	39,4	44,9	13,2	42,8	—	91,9
18 adultes Minim.	26	82	41	43,5	12	(40)	49,4	90
18 adultes Moy.	29,1	92,9	43,6	48,4	14,2	44,9	53,2	98
18 adultes Maxim.	32	119	47	(53)	16,5	50	58,2	(106,3)
Vache Simmenthal	37	105	—	56	20	—	53,3	—

A est l'épaisseur minima de l'olécrane, préférée à l'épaisseur du tubercule (n° 6 de Duerst) qu'on peut trop rarement mesurer sur le matériel des Palafittes.

B est la distance séparant le sommet de l'olécrane de la limite la plus distale des facettes d'articulation avec le radius. Diverses mesures sont incertaines du fait de l'état des os. Deux d'entre elles qui figurent au tableau sont données entre parenthèses.

faisant remarquer que les plus grosses pièces, provenant de jeunes individus, en général, ne sortent pas du lot comme dans les épiphyses distales du radius. Une seule d'entre elles, d'adulte, m'a intrigué par l'allongement exceptionnel de l'olécrane qui dépasse nettement celui de la vache de Simmenthal (119 mm. contre 105 mm), mais qui par ailleurs n'est pas aussi volumineuse. Un

seul fragment, non mesurable, atteint la taille du cubitus de la vache-témoin, mais d'autres pièces s'en rapprochent assez pour qu'il n'y ait pas de hiatus dans la série.

LES OS CARPIENS

Radial ou Scaphoïde

La couche profonde de Saint-Aubin a fourni 43 scaphoïdes en état variable de conservation. Six d'entre eux, dont un classé Grand Bos, sont trop roulés pour être mesurables. Un septième est comme écrasé en cuvette, d'une difformité si évidente que je l'ai éliminé des moyennes. Restent donc 36 pièces. Sur ce lot, trois pièces atteignent les dimensions de la petite vache de Simmenthal. Je donne leurs moyennes à part. Elles figurent aussi dans la moyenne générale, mais non dans les maxima qui sont ceux de pièces « normales ».

Tableau 13. — *Radial ou Scaphoïde.*

	Diamètre A.P. maxim.	Largeur	Hauteur partie antérieure	Hauteur partie postérieure	Rapport $\frac{2}{1}$
	1 mm	2 mm	3 mm	A mm	%
36 pièces St-Aubin Minimum	32,5	19,5	23	21	51,2
Moyennes	38,8	22,3	26,4	23,6	57,5
Maximum	42	23,5	30	27	61,3
3 Grands Bos . . .	46,8	27,1	30,2	29,5	59,1
Vache de Simmenthal	48,5	33	33	31	68

Les valeurs du rapport 2 sur 1, qu'on pourrait qualifier d'indice de largeur, sont remarquables. A Saint-Aubin, elles paraissent dépendre surtout de la taille, elles y sont bien inférieures à celles de la vache de Simmenthal. Ce rapport, en somme, exprime une chose bien connue, la gracilité des membres de la race des tourbières. Même un individu de taille relativement grande présente ce caractère de gracilité. C'est une observation qui me paraît

importante pour juger de la nature réelle de ces grands individus présents dans les fouilles. Voici la variabilité de ce rapport:

51 à 52	53 à 54	55 à 56	57 à 58	59 à 60	61 à 62	63 et plus
1	5	10	6	11	3	0

J'admets que cette ébauche de deux sommets peut correspondre à une différence sexuelle, du moins en partie, puisqu'il semble que la taille intervienne pour augmenter les valeurs de ce rapport Comme je suppose que les plus grands individus sont des mâles et qu'il y a corrélation entre les fortes dimensions et les indices les plus élevés, je pense que le deuxième mode résulte de la présence d'un certain nombre de mâles, mais alors il est étonnant que ce soit le sommet le plus élevé. En tout cas, les trois pièces mises à part par Reverdin comme Grands Bos donnent pour ce rapport les valeurs de fortes égales à 58,5%, 58,9% et 60%.

Intermédiaire.

31 os émanent de la couche profonde, cinq sont à tel point usés par la vague qu'ils sont inutilisables. Un autre montre un écrasement de la surface proximale qui correspond à celui du radial signalé, il appartient d'évidence à la même patte car les deux os s'ajustent parfaitement. Je l'ai éliminé. Il reste donc 25 os.

Tableau 14. — *Intermédiaire.*

	Largeur face antérieure côté proximal	Largeur face antérieure côté distal	Hauteur milieu face antérieure	Diamètre max. en diagonale	Rapport $\frac{A}{2}$	Rapport $\frac{5}{E}$	Rapport $\frac{5}{2}$
	2 mm	A mm	5 mm	E mm	%	%	%
25 pièces de St-Aubin Minimum	21	16,5	16	36,5	70	42	72
Moyennes	24,7	18,5	18,7	40	77,3	46,7	78,5
Maximum	26	21	20	45	83,3	51,9	83,6
Un Grand Bos .	27	21	21,5	48	77,8	44,8	79,6
Vache de Simmenthal .	29	22	23	47,5	75,8	48,4	79,3

La mesure E n'est pas exactement le n° 1 de Duerst puisque j'ai pris le diamètre en diagonale au lieu de le prendre « en projection », ce qui serait théoriquement préférable, sans doute, mais pratiquement trop délicat, le plan de mesure me paraissant très incertain.

La plus grande pièce dont je donne les mesures à part ne se distingue pas nettement du lot. Ses dimensions entrent dans les calculs de moyennes, mais les maxima sont ceux d'autres pièces. Là encore on peut constater que les proportions du plus grand de ces os ne s'écartent guère des moyennes ou s'en écartent à l'opposé de celles de la vache-témoin. Quoique grand, il n'est pas massif, ce pourrait être une femelle de taille remarquable pour du *brachyceros*, ou alors une femelle sauvage.

Ulnaire.

J'ai 30 os, dont 29 mesurables. Six d'entre eux se détachent de l'ensemble par leurs fortes dimensions approchant de celles d'une petite vache actuelle. C'est une forte proportion comparée à celles d'autres os.

Tableau 15. — *Ulnaire.*

	Hauteur totale	Hauteur face antér.	Diamètre ant.-post.	Rapport A/B	Rapport A/1
	1 mm	A mm	B mm	%	%
29 pièces: Minima	29	21,5	26,5	67,1	68
St-Aubin Moyennes	34,8	26,3	32,6	78,9	74
Maxima	36	27,5	36,5	85,9	76,4
6 Grands Bos . . .	39,7	31,5	38,4	77;7	75,1
Vache de Simmenthal	45	34	43	79,1	75,6

A = hauteur de la face antérieure mesurée comme la hauteur totale jusqu'au replat de l'articulation distale.

B = diamètre antéro-postérieur perpendiculairement aux mesures précédentes, c'est sans doute le n° 3 de Duerst, mais les points d'appui que l'auteur indique dans le texte ne sont pas répétés sur la figure (fig. 184, p. 434).

Pisiforme.

Cinq os seulement. La plus grosse pièce, dont la facette articulaire dépasse les dimensions de l'os de vache actuelle en diffère absolument par son allongement restreint comme l'exprime le rapport 3 sur 1, si différent dans le pisiforme de la vache de Simmenthal (104% contre 66,7%).

Tableau 16. — *Pisiforme.*

		Hauteur	Largeur	Longueur	Rapport 3/1
		1 mm	2 mm	3 mm	%
Bos de St-Aubin	Minimum	20	14	20,5	90,6
	Moyenne	24,2	17,6	24,7	98
	Maximum	27	21	27	104
Vache de Simmenthal		28	22	33	66,7

Grand Os et Trapézoïde = Carpal 2-3.

36 os entrent en ligne de compte après élimination de trois pièces trop détériorées. Le plus grand os, qui pourrait être attribué à un Grand Bos, entre cependant dans le calcul des moyennes; c'est lui qui fournit les maximums, sauf pour le rapport.

Voici la répartition en fonction de la valeur croissante de la largeur totale (A).

	27 à 28	29 à 30	31 à 32	33 à 34	35 à 36	37 à 38	39 à 40	41 à 42	43 à 44	45 à 46	47 à 48	49 à 50
St-Aubin	2	6	19	7	1	1	—	—	—	—	—	—
Actuelles	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	2	—

Et le classement selon le rapport B sur A du diamètre à la largeur:

	86 à 87	88 à 89	90 à 91	92 à 93	94 à 95	96 à 97	98 à 99
Saint-Aubin . . .	1	4	10	9	9	0	3
Actuelles	—	1	3	—	—	—	—

Tableau 17. — *Carpal* 2-3.

		Largeur	Diamètre ant.-post.	Hauteur face antérieure	Diamètre oblique maxim.	Rapport $\frac{B}{A}$
		A mm	B mm	C mm	F mm	%
33 pièces	Minimum	28	26	12	33	85,7
de	Moyenne	31,6	29,3	13,6	37,1	92,5
St-Aubin	Maximum	38	36	17	43	98,9
Vache de Simmenthal		41	37,5	17,5	47	90,4
3 vaches actuelles de Genève		45,8	41	19	50,3	89,5

A est mesurée en prenant un double point d'appui sur les facettes de contact avec l'os crochu (carpal 4).

B = diamètre obtenu en appuyant la branche fixe du pied à coulisse contre le rebord postérieur de l'articulation proximale.

C = mesure maximale, au point où le bord proximal antérieur dessine un angle bien net.

F = diamètre oblique maximum mesuré pour comparaisons avec le materiel d'Egolzwil. J'ai pris ces mesures pratiques à cause de la difficulté d'apprécier l'orientation de l'os et par conséquent les axes théoriques de projection. Les constatations qu'on peut faire à l'examen du tableau concordent avec celles que suggèrent les autres os carpiens. J'ai ajouté les moyennes résultant de mesures sur trois os de vaches provenant des abattoirs de Genève, de la série des pattes qui m'ont servi pour l'étude des phalanges. On constatera que la vache de Simmenthal qui me sert de témoin est un petit individu comparé au bétail moyen actuel. J'y reviens plus loin.

Le hasard sans doute a fait que les quatre pièces actuelles accusent un rapport presque constant (le minimum 89,4%); la moyenne actuelle est en tous cas inférieure à celle de Saint-Aubin (89,7% contre 92,5%). Là encore la grosse pièce s'oppose à notre bétail actuel avec un rapport de 94,7%, supérieur à la moyenne. Les trois pièces dont les valeurs sont exceptionnelles, dans la catégorie 98 à 99%, sont de taille moyenne. Pour permettre la comparaison avec Egolzwil, je donne encore les valeurs du diamètre oblique de la surface articulaire proximale (F):

	33 à 34	35 à 36	37 à 38	39 à 40	41 à 42	43 à 44	45 et plus
Saint-Aubin . . .	7	15	9	4	1	1	0

Les quatre pièces actuelles, pour cette valeur, donnent 47, 47, 52 et 52. Hescheler et Rüeger attribuent à l'Aurochs les valeurs de 51 et plus mais accordent, je ne sais trop pourquoi, à la vache

domestiquée une valeur de 48. Notre matériel de Saint-Aubin n'offre rien qui approche d'une telle taille. Mais si les attributions à l'Aurochs des pièces dont le diamètre vaut 51 sont fondées, il faut en conclure — et je le crois plausible — que notre gros bétail actuel a rejoint la taille de l'ancienne espèce sauvage dont on se serait quelque peu exagéré les dimensions, impressionné qu'on était par la découverte des os de taureaux de cette espèce sauvage.

Os crochu ou Carpal 4.

16 pièces utilisables.

Tableau 18. — *Carpal 4.*

	Hauteur face antérieure	Largeur	Diamètre ant.-post.	Diamètre oblique maxim.	Rapport $\frac{2}{A}$	Rapport $\frac{1}{2}$
	1 mm	2 mm	A mm	B mm	%	%
16 pièces Minima	17	24	26	31	86,2	62,5
St-Aubin Moyennes	18,8	26,3	29,6	33,6	90,4	70
Maxima	21	30	32	37	100	75
2 Grands Bos . . .	20	32	36	39,5	88,8	62,5
	23	31	34	38,5	90,4	70
Vache de Simmenthal	23	34	36	42,5	94,4	67,7
3 vaches actuelles .	25,7	36,6	38,7	44,9	93,8	70,6

Les deux grosses pièces ne s'écartent pas de façon notable des dimensions moyennes; il y a des intermédiaires Comme d'habitude, leurs mesures entrent dans le calcul des moyennes.

En conclusion de cette étude sur les os du carpe, on peut affirmer que la largeur de l'articulation est faible relativement au diamètre antéro-postérieur, si on compare au bétail actuel, et qu'à ce point de vue les plus grands individus accusant encore plus ou moins nettement cette particularité, s'opposent par là au bétail actuel. Le Grand Bos de Saint-Aubin, comme le reste du bétail de cette station, placé à côté d'une vache actuelle, se reconnaîtrait d'emblée à la gracilité de ses membres antérieurs, tout au moins à la relative

minceur de l'articulation carpienne. Réserve doit naturellement être faite pour l'espèce sauvage, l'Aurochs, dont on rencontre certainement quelques individus à Saint-Aubin.

LES MÉTACARPIENS

La couche IV a fourni 14 métacarpiens entiers.

Jusqu'ici, faute de documents de comparaison j'ai dû me contenter de suppositions quant aux différences sexuelles. Pour les métacarpiens, les pattes de vaches et de taureaux actuels que j'ai préparées vont me permettre de serrer le problème de plus près. J'ai mesuré 15 métacarpiens de pattes droites de bétail actuel, dont deux de taureaux jeunes. Je peux ainsi établir en première approximation ce qui, dans les dimensions, peut être attribué à des différences sexuelles. L'ensemble de la variabilité se superpose de façon satisfaisante à celle des pièces de Saint-Aubin, comme le montre le tableau 19.

Tableau 19. — *Métacarpiens entiers.*

		Longueur maxim.	Largeur minimale diaphyse	Diamètre ant.-post. diaphyse	Largeur épiphyse proximale	Rapport 9/1	Rapport 11/1
		1 mm	11 mm	20 mm	9 mm	%	%
14 pièces de St-Aubin	Minima	180	24	18,5	50	26,5	12,9
	Moyennes	190	29,2	20,8	53,9	28,3	15,8
	Maxima	197	34,5	23,5	58	30,5	18,2
12 vaches actuelles	Minima	212	36	25	71	29,9	15,7
	Moyennes	235	40,1	28,8	76	32,5	17,1
	Maxima	251,5	43	31	79	34,3	19,7
2 jeunes taureaux actuels		237	52,5	33,5	88,5	37,3	22,2
		242	49	33	91	37,6	21
Vache de Simmenthal		228	34	27	70	30,7	14,9

Considérons d'abord le bétail actuel. On observe que les jeunes aureaux, pour la longueur, sont dépassés par les vaches les plus

grandes, quoiqu'ils soient tous deux plus grands que la moyenne des femelles. Il n'en est plus de même des autres dimensions. Quant aux largeurs, relativement (rapports 9 sur 1 et 11 sur 1 qu'on peut appeler indice de largeur de l'épiphyse et indice de largeur de la diaphyse) et absolument, ils dépassent notablement les femelles. Seul le diamètre antéro-postérieur de la diaphyse, quoique fort, ne

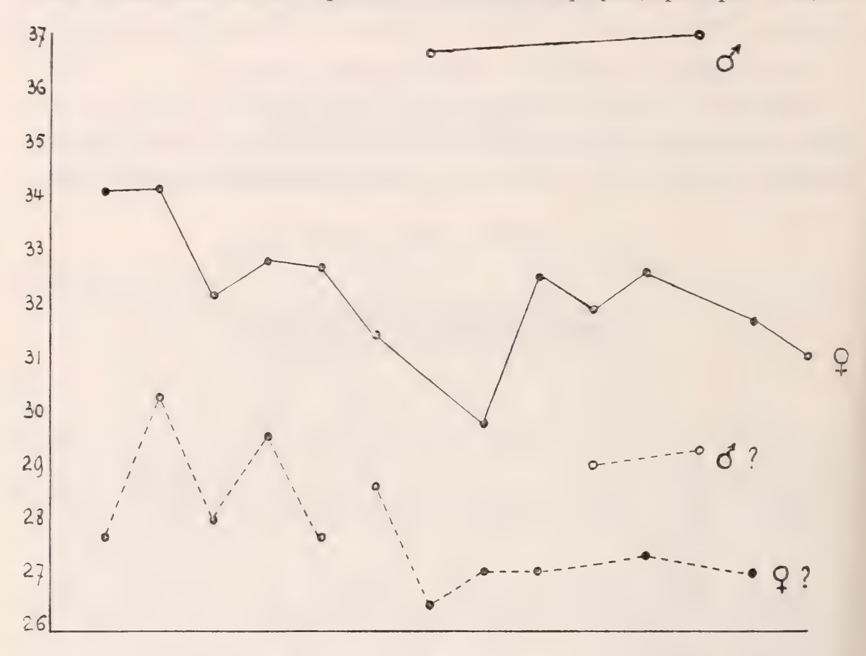


Fig. 6. — *Métacarpiens.*

Indice de largeur de l'épiphyse proximale 9 sur 1 en corrélation avec la taille croissante. En traits pleins, bétail actuel; en pointillé, bétail de Saint-Aubin.

s'écarte pas trop du maximum des vaches. En outre, ici encore, notre vache-témoin se montre un individu de petite taille et surtout très gracile pour la race de Simmenthal.

Ainsi, son indice de largeur de la diaphyse, inférieur même à la moyenne de Saint-Aubin, est étonnant. Quand on place ce métacarpien à côté de celui d'un des jeunes taureaux on a peine à admettre qu'il s'agit de la même race.

Puisque les dimensions de largeurs présentent des différences sexuelles si marquées, je compare, figure 6, les courbes des indices de largeur de l'épiphyse proximale (9 sur 1) en fonction de la taille croissante, dans les deux séries, actuelle et néolithique.

Le parallélisme des courbes est satisfaisant, avec la même tendance de l'indice à diminuer avec la croissance. La variabilité dans les deux séries est du même ordre. On voit que les deux jeunes mâles actuels se placent tout à fait à part, avec des indices supérieurs de trois unités au plus fort des femelles. On ne peut pas dire qu'un tel saut existe à Saint-Aubin et si les écarts étaient les mêmes dans les deux races on devrait conclure à l'absence de mâles dans la série néolithique. Cependant, par un heureux hasard, il se trouve que deux pièces de Saint-Aubin sortent du lot d'une manière analogue à celle du matériel actuel. Je les considère comme mâles. D'ailleurs cette détermination sera confirmée par l'étude des épiphyses distales. Ce sont deux pièces de jeunes mâles à épiphyses à peine soudées donc âgés d'un an à un an et demi. En outre, l'étude des phalanges confirmera que l'écart entre mâles et femelles est fortement accusé dans la race actuelle.

Pour l'indice de largeur de la diaphyse (11 sur 1), HESCHELER et RÜEGER donnent des valeurs fluctuant entre 13,7% et 16,8% pour 19 os de 175 à 190 mm. de longueur et 17,7% à 20% pour 7 os de 202 à 258 mm. Dans le texte, ils font bien une allusion à une possible différence sexuelle mais dans leur tabelle IX, ils attribuent sans autre à l'espèce domestiquée les os atteignant 215 mm. Au delà, il s'agirait de l'Aurochs. C'est possible, mais c'est faire bon marché des différences entre vaches et taureaux. Les forts taureaux d'une petite race peuvent certainement atteindre et même dépasser la moyenne des vaches d'une grande race ou espèce, *surtout pour des mesures de largeurs qui expriment la massivité.*

MÉTACARPIENS. EXTRÉMITÉS PROXIMALES.

Compte tenu des 14 métacarpiens entiers, ce sont 53 pièces mesurables dont je dispose, sur lesquelles un certain nombre doivent provenir de jeunes dont l'épiphyse distale ne serait pas soudée mais que rien ne distingue comme tels quand il s'agit de fragments.

Le tableau 20 résume les principales mesures.

On a vu que la longueur absolue ne permet pas de distinguer les os de mâles, on voit, de nouveau, dans le bétail actuel, que les épiphyses des jeunes mâles dépassent de beaucoup les maximums atteints par les vaches. En classant à la manière de HESCHELER

Tableau 20. — *Métacarpiens. Extrémités proximales.*

	Largeur maxim. 9 mm	Diamètre ant.-post. épiphyse 18 mm	Largeur surface articul. 10 mm	Largeur articul. du carpal 2-3 A mm	Largeur articul. carpal 4 C mm	Diamètre ant.-post. surf. articul. 19 mm	Rapport $\frac{19}{10}$ %
53 pièces de St-Aubin Minima	47	27	45	26	19	26	51,8
Moyennes	53,6	32,2	52,3	31,2	21,1	29,1	55,1
Maxima	63	37,5	59	34	25	34	59,2
12 vaches actuelles Minima	71	43	68,5	39	29,5	38	52,6
Moyennes	76	47,5	74	43,8	31,5	40,1	54,3
Maxima	79	50	78	47	34	42,5	56,8
2 jeunes taureaux actuels	88,5	58	87	54	36	47	54
	91	58	91	55	39	47	51,6
Vache de Simmenthal	70	45,5	66	42	28	37,5	56,8

A = largeur de la surface articulaire correspondant au carpal 2-3, mesurée du bord interne de l'arête qui la sépare de la facette jouant sur le carpal 4 (en projection).

C = la largeur correspondante de la surface d'articulation pour le carpal 4. Comme pour les os carpiens, j'ai calculé un indice de largeur, le rapport 19 sur 10, du diamètre à la largeur de la surface articulaire.

et Rüeger, on aurait avec le matériel actuel, pour la largeur proximale, par exemple:

	66 à 70	71 à 75	76 à 80	81 à 85	86 à 90	91 à 95
Métacarpiens actuels.	1	5	7	0	1	1

En faisant abstraction des différences sexuelles, on concluerait, d'une telle trouvaille faite dans des fouilles, qu'il y a deux espèces: *B. t. domesticus* et deux pièces que leur taille ferait attribuer à l'Aurochs.

La même sériation, avec le matériel de Saint-Aubin, donne un groupement plus homogène.

	41 à 45	46 à 50	51 à 55	56 à 60	61 à 65	66 à 70
Saint-Aubin . .	0	5	38	9	1	0

Tout au plus, en choisissant des catégories moins compréhensives, verrait-on qu'un os se sépare du lot avec une largeur de 63

contre 58 à l'avant-dernier de la série. Les différences sexuelles à Saint-Aubin sont moins évidentes qu'actuellement. D'ailleurs Hescheler et Rüeger font justement remarquer que ces fragments proximaux ne conviennent pas pour séparer les os de provenance raciale différente puisque les jeunes ne se distinguent pas des adultes. L'observation vaut aussi pour les différences sexuelles.

Métacarpiens. Extrémités distales.

Je classe les 15 métacarpiens droits actuels selon la largeur de la surface articulaire distale (nº 15).

	61 à 65	66 à 70	71 à 75	76 à 80	81 à 85	86 à 90
Actuels	1	4	7	1	1	1

On voit une ébauche de courbe de variabilité s'étalant vers la droite. Les catégories sont trop vastes pour montrer le hiatus très réel entre le groupe des femelles, max. 76,5, et les deux os de mâles qui ont 84 et 87, valeurs égales et même supérieures à celles attribuées à l'Aurochs à Egolzwil.

Pour Saint-Aubin, les largeurs d'extrémités distales s'ordonnent comme suit:

46 à 50	51 à 55	56 à 60	61 à 65
2	34	17	4

Elles correspondent parfaitement aux catégories admises pour la race *brachyceros*. Je trouve intéressant que les vaches actuelles varient, pour cette valeur presque exactement dans les limites admises pour la race *primigenius* (65 à 75) et que les mâles actuels atteignent les plus fortes valeurs d'Aurochs.

En sériant le matériel de Saint-Aubin en catégories de deux en deux unités, on obtient:

49 à 50	51 à 52	53 à 54	55 à 56	57 à 58	59 à 60	61 à 62	63 à 64
2	8	20	12	8	3	3	1

Comme pour les actuels, un étalement notable vers la droite, sans doute attribuable à la présence de mâles. Mais cette différence

sexuelle ne se compare que de loin à celle du bétail actuel. J'admets donc que les sexes différaient moins dans la race néolithique qu'actuellement. On peut se demander pourquoi.

Est-ce que peut-être les procédés modernes d'élevage, tendant à sélectionner les reproducteurs mâles dans le sens d'une forte taille en sont une raison ? Les autres mâles, moins volumineux, sont très tôt destinés à la boucherie, tandis que le troupeau des vaches est plus disparate ? Ou bien les différences sexuelles de tailles sont-elles proportionnellement plus fortes dans les grandes races ou espèces de Bovidés ? De même que la croissance des bois des Cervidés s'accentue dans les grandes espèces ? Dans cette dernière hypothèse, il faudrait s'attendre à une notable différence entre mâles et femelles d'Aurochs. En effet, STEHLIN (Grotte du Cotencher 1933, p. 131) dit: « M. VON LEITHNER a le mérite d'avoir établi la différence de taille considérable trop longtemps méconnue, qui distingue les deux sexes dans cette espèce. »

Le tableau 21 donne les principales mesures pour 57 fragments. J'ai calculé les moyennes sur la totalité des pièces, mais en outre je fournis à part celles des exemplaires qui montrent encore au moins des traces de suture.

TABLEAU 21. — *Métacarpiens. Extrémités distales.*

		Largeur distale de la diaphyse	Largeur surf. articul.	Diamètre distal diaphyse	Diamètre ant.-post. articulat.	Rapport $\frac{23}{15}$	Rapport $\frac{13}{15}$
		13 mm	15 mm	21 mm	23 mm	%	%
6 subadultes St-Aubin		53,9	56,7	29,9	30	54,6	95,4
57 pièces St-Aubin	Minimum	46	49	24	27	47,9	87
	Moyennes	50,4	54,9	26,6	29,6	54	92
	Maximum	59,5	64	33	36	64,3	98,3
13 vaches actuelles	Minimum	58,5	64	33	37	55,5	89,7
	Moyennes	66	71,1	38,5	41,4	58,3	92,8
	Maximum	71	76,5	42,5	44	63,9	98,5
2 jeunes taureaux actuels		76,5	84	43,5	49	58,3	91,1
		78	87	44	48,5	55,8	89,7
Vache de Simmenthal		58,5	64	34,5	37	57,8	91,4

On remarquera les dimensions insolites des subadultes: leurs moyennes dépassent celles de l'ensemble du matériel de Saint-Aubin. Il s'agit de six pièces dont les largeurs maximales atteignent respectivement50, 53, 56, et 59, 61, 62 mm. Il est indiscutable, si on compare à du matériel actuel, qu'il y a là une différence sexuelle. Nous disposons à coup sûr de trois mâles et de trois femelles. Un quatrième fragment de subadulte, largeur 56,5, trop détérioré, n'entre pas en ligne de compte. Je donne séparément leurs dimensions moyennes:

Tableau 22. *Métacarpiens. Extrémités distales. Subadultes.*

	Largeur distale de la diaphyse	Largeur surf. articul.	Diamètre distal diaphyse	Diamètre ant.-post. articulat.	Rapport $\frac{23}{15}$	Rapport $\frac{13}{15}$
	13 mm	15 mm	21 mm	23 mm	%	%
3 femelles subadultes Saint-Aubin . . .	50,3	52,7	28,7	28,7	54,5	95,5
3 mâles subadultes Saint-Aubin . . .	57,5	60,7	31,2	31,3	54,6	95,2

Ce cas particulier me paraît confirmer:

1° Que les différences sexuelles se présentent à Saint-Aubin dans le même sens que dans le bétail moderne, ce qui peut être considéré comme allant de soi;

2° Que l'écart entre les sexes est nettement moindre dans la race néolithique que dans la race actuelle.

Dans ces conditions, il paraît justifié de considérer que la plupart des Grands Bos proviennent de mâles, en tout cas quand cette qualification signifie que ce sont des pièces massives. Quelques-unes de ces grosses pièces atteignent les dimensions de la vache de Simmenthal qui me sert de témoin. Or cette vache, cela est maintenant évident, fait figure de petit individu dans le matériel actuel. Parfois, selon les pièces ou les mesures prises, ces Grands Bos, ces mâles donc, se détachent du lot, par exemple pour la largeur distale du radius, d'autres fois ils se rattachent à la masse par des intermédiaires plus ou moins nombreux. Dans ces derniers cas, ce

n'est qu'arbitrairement qu'on pourrait tracer une limite entre les deux sexes. Le matériel actuel, malgré l'écart entre les deux sexes, montre les mêmes particularités. Dans le cas de la largeur de l'épiphyse proximale du métacarpien, on peut seulement admettre qu'une valeur supérieure à 59 mm. désigne probablement un mâle. Il va sans dire qu'une largeur moindre n'indique pas forcément une femelle. Il me semble que tout se passe à Saint-Aubin comme si les palafitteurs, comme nos paysans actuels, ne s'embarrassaient de gros taureaux — peu maniables — que dans la mesure indispensable à la conservation de leur cheptel. En tous cas, ils semblent avoir évité d'amener sur leurs constructions lacustres, les vieux mâles, par trop dangereux. Il semble que leur bétail vivait dans un état demi-sauvage, mais s'ils s'occupaient de sa reproduction, il est permis d'imaginer, étant données les circonstances, qu'ils sélectionnaient plutôt à rebours, c'est-à-dire tendaient à conserver la race petite. Il est bien possible que plus tard, ou dans d'autres stations, le mode de vie le permettant, ces éleveurs, par sélection volontaire dans l'autre sens, aient obtenu des formes plus grandes sans qu'il soit indispensable de croire qu'ils aient fait appel pour cela à une race nouvelle. Cela me paraît plus vraisemblable que de supposer un croisement avec l'Aurochs sauvage, impossible à imaginer entre le mâle sauvage et la Vache palustre et peu probable même dans l'autre sens. Ces considérations aboutissent à remettre sérieusement en question la nature même de la race *primigenius* des auteurs. Pour la station de Wauwyl, HESCHELER (1920) disait: « Pour ce qui appartient aux formes plus grandes que le Bœuf des tourbières, la plus grande partie revient aux espèces sauvages *B. primigenius* et *Bison bonasus*... Il ne reste ainsi presque plus rien pour un bœuf domestique de grande taille et il est très difficile de tracer une limite entre *Primigenius* sauvage et domestiqué. Ces restes ne remplissent même pas un tiroir. » Je ne vais pas beaucoup plus loin que cet auteur, en vidant le tiroir; je me rappelle seulement cette observation de B. RENTSCH (1934): « La variabilité individuelle est presque toujours encore beaucoup plus grande qu'on ne s'y attend. » Et je conclus qu'il n'y a décidément pas de race domestiquée autre que *B. t. brachyceros* dans le néolithique ancien de Saint-Aubin.

Les tableaux 21 et 22 montrent encore une particularité des métacarpiens de subadultes, indépendante du sexe, c'est la dilata-

tion de l'os au niveau de la suture pendant le temps de la croissance. La largeur à la suture (nº 13) et le diamètre correspondant (nº 21) sont notablement supérieurs à la normale chez les subadultes même femelles. Il en résulte que le rapport de cette largeur à la largeur maximale de l'épiphyse est beaucoup plus fort chez les jeunes. Le métacarpien d'une génisse actuelle d'environ un an présente la même particularité avec un rapport 13 sur 15 atteignant 98,5 %, la moyenne étant 92,8 %. Il y a présomption qu'on a affaire à un jeune individu, même si la suture n'est plus visible lorsque le métacarpien, au lieu de s'évaser progressivement de la diaphyse à l'articulation, présente une dilatation périphérique à ce niveau.

Métacarpiens juvéniles.

Avec quelques fragments non mesurables, j'ai éliminé des mesures ci-dessus une vingtaine de métacarpiens de très jeunes bètes, sans épiphyses distales naturellement, qui n'offraient aucun intérêt pratique.

LES PHALANGES ANTÉRIEURES

Phalanges I.

J'ai mis à part cinq grosses pièces que j'attribue à l'espèce sauvage et dont je m'occuperai pour terminer, à la suite des phalanges postérieures. Il reste 238 pièces au total sur lesquelles j'ai dû éliminer d'emblée 35 fragments juvéniles qui n'ont même pas leur épiphyse proximale ou qui sont réduits à cette partie non encore soudée. J'ai encore laissé de côté 37 pièces plus ou moins gravement détériorées et je n'ai retenu que 166 os, en général en bon état. J'ai déclaré dans mon étude préliminaire que les moyennes globales des phalanges me paraissent dépourvues d'intérêt; il est, en effet, futile de se livrer à des comparaisons sur du matériel hétérogène. Avant mon étude sur le matériel actuel j'arrivais bien à classer ces phalanges, au moins *grosso modo*, par l'examen attentif de leurs particularités, mais il me fallait la preuve de la valeur

objective de mes distinctions, de là mon étude préliminaire. Je dois dire qu'à la suite de ce travail d'approche j'ai dû remanier pas mal mes séries. Je crois pouvoir assurer que j'ai pu éliminer les erreurs avec des chances sérieuses de justesse et que mes séries actuelles sont dans l'ensemble dignes de foi. J'ai donc classé ces phalanges en antérieures et postérieures et dans chaque catégorie je distingue les phalanges internes (du 3e doigt) et les phalanges externes (du 4e doigt). J'ajoute que mon premier classement était dans l'ensemble assez satisfaisant pour que les corrections ultérieures retentissent assez peu sur les moyennes.

J'ai séparé les phalanges de pattes antérieures des phalanges postérieures en me basant sur les caractères que j'ai définis dans mon étude préliminaire (p. 763). Ces différences sont sensibles seulement à un œil exercé et KUHN (1932) n'avait pas tort de dire: « Eine Bestimmung der Phalangen kleiner Rinder stösst auf unüberwindlische Schwierigkeiten, sobald diese von mehreren Individuen herrühren. »

Cependant les caractères que j'ai signalés sont parfaitement valables pour la petite vache lacustre. Il faut seulement ne pas se laisser tromper par la massivité relative des phalanges postérieures provenant de jeunes mâles, par exemple. En outre, le meilleur caractère — aspect de la facette du sésamoïde — fait souvent faux bond quand l'os n'est pas impeccablement conservé. Il est donc possible que puissent subsister une ou deux erreurs d'attribution, mais cela ne saurait retentir gravement sur les moyennes dont les particularités se superposent d'une façon remarquable à celles de la race actuelle; et même certaines différences infimes dans un sens donné se retrouvent dans les deux séries.

Ayant ainsi séparé antérieures et postérieures, j'ai pu, sans difficulté, discerner les internes et les externes par le procédé indiqué — gauchissement des phalanges — et subsidiairement par la mesure de leur angle de torsion. J'ai obtenu, en définitive:

18	phalanges	antérieures	gauches	internes
18	»	»	droites	»
20	»	»	gauches	externes
16	»	»	droites	»
24	»	postérieures	gauches	internes
24	»	»	droites	»
23	»	»	gauches	externes
23	»	»	droites	»

Je trouve remarquable que le hasard ait fourni deux séries si uniformément réparties. Cela étant, je suis étonné que les postérieures l'emportent si constamment en nombre sur les antérieures correspondantes. L'observation m'a amené à examiner les pièces éliminées parce que fragmentaires, où l'on trouve quelques phalanges fendues en long. J'ignore à quel usage les palafitteurs pouvaient réserver les phalanges ainsi sectionnées, mais je constate que celles qu'ils ont abandonnées, sans doute parce que la brisure ne leur convenait pas, semblent être toujours des mor-

Tableau 23. — *Premières phalanges.*

Différences entre antérieures et postérieures.

	(2) *	4	6	C	D	4/2	D/C
	Longueur interne	Largeur proximale	Largeur diaphyse	Largeur surface articul. proximale	Diamètre cavité glénoïde interne sans facette		
	mm	mm	mm	mm	mm	%	%
Patte antérieure							
36 Phal. externes	55,6	28,4	23.4	26.4	23,2	50.8	88
36 Phal. internes	55	28,1	23.1	27	23	50.7	85.1
Patte postérieure							
46 Phal. externes	59,2	26,4	20	24,5	23,9	44,5	98
48 Phal. internes	58,1	25,9	21,4	24,7	23	44,5	93,1

* Je dois préciser que la mesure n° 2 n'est pas exactement celle de Duerst. J'ai pris dans tous les cas le maximum au lieu de la mesure dans l'axe de l'os: j'aurais dû désigner cette mesure par une lettre.

ceaux d'antérieures, du moins autant qu'on en peut juger sur un fragment. Ce choix des antérieures pour un usage pratique quelconque expliquerait la proportion relativement forte des postérieures.

Le tableau 23 est construit comme celui de l'étude préliminaire (p. 766). La correspondance entre les deux me paraît instructive. Malgré les critiques qu'en bonne doctrine mathématique on peut adresser à ces moyennes, elles subissent bien des fluctuations ana-

logues. Par exemple, les longueurs (nº 2) dans les antérieures sont peu différentes, mais les externes l'emportent de peu, tandis que pour les postérieures, l'écart est nettement plus grand dans les deux races, à l'avantage des externes; ou bien encore, pour le rapport D sur C, indice de largeur, si l'on veut, les écarts sont bien de même ordre dans les deux races. Pour ne pas trop allonger les commentaires, je me bornerai à indiquer la variabilité de la longueur nº 2 (tableau 24) et celle du rapport du diamètre à la largeur de la surface articulaire proximale (tableau 25).

Tableau 24. — *Longueur de la phalange 1 (nº 2).*

	47 à 48	49 à 50	51 à 52	53 à 54	55 à 56	57 à 58	59 à 60	61 à 62	63 à 64	65 à 66	67 à 68
Patte antérieure .	—	3	3	17	19	19	7	1	1	—	—
Patte postérieure.	—	—	—	8	12	31	17	13	5	4	1

Tableau 25. — *Rapport du diamètre à la largeur de la surface articulaire proximale* $\left(\frac{D}{C}\right)$.

	78 à 80	81 à 83	84 à 86	87 à 89	90 à 92	93 à 95	96 à 98	99 à 101	102 à 104	105 à 107
Phalanges antérieures										
externes . .	1	1	7	16	6	3	—	—	—	—
internes. . .	2	8	14	7	3	—	—	—	—	—
Phalanges postérieures										
externes . .	—	—	—	—	3	2	19	19	1	1
internes. . .	—	—	1	6	13	12	13	1	—	—

Les courbes qu'on pourrait construire avec ces données reproduiraient fidèlement celles que j'ai établies avec le matériel actuel (étude préliminaire, p. 767). Je conclus donc à la légitimité de mon classement et je passe à l'étude de chaque série séparément.

Phalanges 1 antérieures.

J'ai établi le classement en externes et internes en me basant sur l'angle de torsion, il en résulte naturellement une nette séparation des deux groupes, cependant leur écart est moindre que dans le matériel actuel. Voici la sériation pour cet angle de torsion (nº 16):

	—5 à —4	—3 à —2	—1 à 0	1 à 2	3 à 4	5 à 6	7 à 8	9 à 10	11 à 12	13 à 14
Externes . .	1	7	27	1	—	—	—	—	—	—
Internes . . .	—	—	—	—	2	5	10	12	4	3

On remarque que l'étalement de la courbe des internes s'opposerait au peu d'écarts qu'offrent les externes, et, en outre, comparativement au bétail actuel (étude préliminaire, p. 770) que la torsion des internes est moindre, en moyenne. Cela est indiscutablement en rapport avec les aplombs des bêtes. Le bétail de Saint-Aubin devait être en moyenne moins panard de devant. L'angle de torsion des internes vaut en moyenne 11° chez la vache actuelle, 8½° env. à Saint-Aubin. De plus, je constate, dans les deux races et dans le même sens, une différence entre internes de gauche et internes de droite. Pour le bétail actuel, respectivement 10° env. et 12½°, contre 7½° et 9½° à Saint-Aubin. Légère assymétrie sans doute, mais non négligeable. Comme actuellement, la vache palustre devait porter plus lourdement sur une patte que sur l'autre et j'imagine qu'on devait voir, dans le troupeau néolithique que l'on rencontrait, les têtes dodeliner dans le même sens... comme actuellement.

Pour d'autres comparaisons, j'ai établi le tableau 26, qui complète le tableau 23.

Ces différentes mesures montrent les analogies et les différences entre les deux races. On voit l'écart considérable de grandeur qui les sépare et, cependant, certaines pièces néolithiques rejoignent presque celles de la petite vache de Simmenthal. J'indique plus loin que ces phalanges volumineuses proviennent de mâles. Si l'on considère les différents rapports que j'ai calculés, on constate l'exacte correspondance des uns, des différences pour d'autres. On peut supposer aux premiers une valeur spécifique, aux seconds, attribuer une signification raciale. Par exemple, le rapport 7 sur 2,

TABLEAU 26. — *Phalanges I antérieures.*

	Angle de torsion	Longueur maximale externe	Largeur distale	Diamètre ant.-post. externe	Diamètre ant.-post. interne	Diamètre minimum diaphyse	Diamètre cav. gén. externe	Diamètre cav. gén. interne	Rapport $\frac{7}{2}$	Rapport $\frac{A}{B}$	Rapport $\frac{11}{10}$
	16	1 *	7	10	11	13	A	B			
	degrés	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	%	%	%
	environ										
St-Aubin:											
36 externes	—1°	55,4	25,7	29,5	29,2	16,6	24	25,2	46,1	95	98
36 internes	+8½°	55	25,7	30,2	28,8	17	25,9	25,1	46,3	103,2	95,4
Vaches actuelles:											
20 externes	+½°	72,4	33,8	40,6	39,3	24,6	31,4	32,8	45,7	95,7	96,7
20 internes	+11°	72,5	34,4	41,9	39,3	25,2	34,6	33,3	46,6	104,2	93,7

* Même remarque que pour 2, tableau 23.

qu'on peut qualifier d'indice de largeur, est quasi-identique dans les deux races; ce pourrait être un caractère spécifique, il faudrait pour s'en convaincre le comparer dans d'autres espèces de Bovidés. Par exemple, les phalanges antérieures d'un Bison d'Europe du Musée de Genève accusent pour les deux externes 51,3% pour les deux internes 56,7%, valeurs exceptionnelles ou jamais atteintes par les os des deux races de *Bos* que j'étudie. De même, pour les rapports des diamètres externes et internes de la cavité glénoïde (A sur B), presque identiques chez ces bovins domestiques ils diffèrent notablement chez ce Bison: externes 87,7%, internes 96,4%.

Au contraire, le rapport, 13 sur 11, du diamètre minimum de la diaphyse au diamètre maximum interne, qu'on peut qualifier d'indice de gracilité, est bien plus faible à Saint-Aubin.

Quant au rapport du diamètre à la largeur de la cavité glénoïde (D sur C, tableau 23, et étude préliminaire, p. 766) il diffère moins dans les deux races qu'on ne pouvait s'y attendre après l'étude des métacarpiens. Les phalanges néolithiques sont bien en moyenne relativement plus étroites, mais la différence est peu prononcée. En réalité, on va voir que l'écart est plus net qu'il y paraît au premier abord, en considérant l'influence, notable sur les moyennes, des phalanges masculines présentes à Saint-Aubin.

PHALANGES 1 ANTÉRIEURES, DIFFÉRENCES SEXUELLES.

J'ai déclaré dans l'étude préliminaire que les phalanges de jeunes taureaux sont si larges et si massives qu'on les remarque avec facilité comme s'il s'agissait d'une autre espèce. Dans le matériel de Saint-Aubin la différence est loin d'être aussi évidente. Nous en avons déjà fait l'observation à plusieurs reprises. Cependant, dans chaque lot, on peut sans trop d'arbitraire distinguer des pièces d'aspect nettement plus trapu que les autres. (Cette distinction aurait été impossible dans des phalanges en vrac.) Ce sont certainement des phalanges masculines, seulement il n'est pas du tout certain qu'il n'en reste point d'autre après qu'on a extrait celles qui frappent par leur allure massive. Après coup, on peut constater que toutes les phalanges attribuables à des mâles atteignent une largeur C de 28 mm. sauf une seule (27,5 mm.)

TABLEAU 27. — *Phalanges I antérieures. Différences sexuelles.*

		Longueur interne	Largeur proximale	Largeur distale	Diamètre condyle externe	Rapport $\frac{7}{2}$	Rapport $\frac{4}{2}$	Largeur surf. articul. proxim.	Diamètre cavité glénoïde int.	Rapport $\frac{D}{C}$
		2 mm	4 mm	7 mm	15 mm	%	%	C mm	D mm	%
St-Aubin: ensemble des phal. antér.	externes	55,6	28,4	25,7	20,4	46,1	50,8	26,4	23,8	88
	internes	55	28,1	25,7	21,2	46,3	50,6	27	23	85,1
St-Aubin: 18 phalanges de mâles	externes	57,4	30,7	27,9	22,1	48,3	53,1	28,6	24,7	86,8
	internes	58,7	30,3	28,1	23,2	48	51,5	29	24,4	84,4

tandis qu'aucune des autres n'atteint cette valeur, quoique plusieurs montent jusqu'à 27,5 mm. J'admets donc, sur la base de ce triage, que les pièces se répartissent de cette façon:

Largeur de la surface articulaire proximale (nº 4):

	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Femelles présumées.	4	13	19	14	4	—	—	—	—
Mâles présumés . .	—	—	—	—	7	7	3	0	1

C'est-à-dire, réserve faite naturellement pour les erreurs possibles d'attribution, environ 54 femelles et 18 mâles. Je dois dire qu'en examinant les ossements d'une manière générale je ne m'attendais pas à une si forte proportion de mâles. Ce tri étant admis, il devient possible d'indiquer les caractères essentiels des phalanges masculines. Je me contente de fournir les moyennes des mesures où les différences sexuelles sont le plus marquées, me basant pour leur choix sur les données obtenues avec le matériel actuel. Pour plus de facilité, je répète les moyennes fournies par l'ensemble des phalanges antérieures (tabl. 27).

La confrontation avec le tableau 10 de l'étude préliminaire (p. 774) montrera les analogies avec le matériel actuel pour quelques mesures essentielles. La comparaison ramène à la conclusion tirée d'autres os, les différences sexuelles sont moins tranchées que dans notre grand bétail actuel. Le fait nouveau, c'est l'évidence que les mâles ne sont pas aussi rares que d'autres documents ne le laissaient supposer.

Phalanges 2.

J'ai laissé de côté 15 phalanges de veaux à épiphyses proximales non soudées et 19 fragments. J'ai mis à part une grosse phalange postérieure d'Aurochs, probablement. Il reste ainsi 141 pièces.

Les caractères distinctifs entre antérieures et postérieures que j'ai indiqués dans l'étude préliminaire (p. 753) sont parfaitement valables avec cette seule restriction que dans la race néolithique les condyles des antérieures s'allongent moins ou plus rarement en pointes effilées, ils restent pourtant nettement triangulaires en arrière au lieu que les postérieurs sont arrondis. Mais il peut arriver que l'état de conservation ne permette guère de se fier à ces particularités, dans ce cas, avec un peu d'exercice, on arrive fort bien à distinguer à leur sveltesse et à leur allure de « petits bouchons de champagne », les postérieures, tandis que les antérieures sont massives.

La séparation des externes et des internes est plus ardue et je ne saurais garantir qu'aucune erreur ne s'est glissée dans leur répartition. Par exemple, pour les antérieures, si le tubercule postéro-interne des externes se dirige franchement en oblique vers le haut, dans les internes, il est aussi un peu oblique, mais ne

remonte pas autant. Il faut comparer une série d'échantillons avant de bien saisir la différence. L'écrasement de la cavité glénoïde externe dans les internes paraît rester un moyen de triage valable, au contraire, les différences dans les condyles sont inutilisables. Dans les phalanges 2 postérieures, la discrimination est encore plus délicate et je donne mon classement sous toutes réserves. La seule garantie de sa valeur réside dans les caractéristiques des moyennes, que je ne pouvais pas prévoir avant de les avoir calculées, quand j'ai classé les pièces, et qui confrontées avec celles des pièces actuelles paraissent tout à fait plausibles. En définitive, et moyennant les réserves faites, je trouve la répartition suivante :

15	phalanges 2	antérieures	gauches	internes
17	»	»	droites	»
18	»	»	gauches	externes
15	»	»	droites	»
21	»	postérieures	gauches	internes
19	»	»	droites	»
18	»	»	gauches	externes
18	»	»	droites	»

Le tableau 28 donne les différences principales entre antérieures et postérieures.

TABLEAU 28. — *Phalanges 2. Différences entre antérieures et postérieures.*

	Long. interne	Hauteur entre surface articul.	Diam. ant.-post. interne	Diam. ant.-post. diaphys.	Diam. ant.-post. condyle externe	Rapport C/H	Rapport 13/11	Rapport C/2
	2 mm	H mm	11 mm	13 mm	C mm	%	%	%
Patte antérieure:								
Phal. externes	34,8	29	26,4	20,9	29,5	101,8	79	85
Phal. internes	34,9	28,5	26,9	21,3	30,1	105,7	79,3	86,3
Patte postérieure								
Phal. externes	36,6	31,3	26,8	19,7	26,6	85,2	73,2	72,5
Phal. internes	36,8	31,7	26,8	19,7	26,4	84,3	73,8	72,3

Comparé au tableau correspondant de l'étude préliminaire p. 755) il montre bien la remarquable similitude des écarts, malgré

les différences des dimensions absolues. A peine peut-on remarquer l'interversion des écarts, dans les phalanges postérieures. Encore cette différence peut-elle provenir du peu de grosses phalanges de mâles dans la série des externes, ce qui diminue anormalement les valeurs absolues dans cette série relativement aux autres. Voici la variabilité de la longueur n° 1, longueur mesurée à l'extérieur.

Longueur n° 1 de la phalange 2.

	30 à 31	32 à 33	34 à 35	36 à 37	38 à 39	40 à 41	42 à 43	44 à 45	46 à 47	48 à 49
Antérieures. .	—	2	5	6	31	12	5	3	—	—
Postérieures .	—	—	5	8	35	15	5	4	1	2

Et la variabilité du rapport caractéristique C sur H du diamètre du condyle externe à la hauteur entre les surfaces articulaires, qui exprime la hauteur relative de l'os et qui varie comme l'inverse de cette hauteur:

Tableau 29. — *Phalanges 2. Rapport* $\frac{C}{H}$.

	70 à 74	75 à 79	80 à 84	85 à 89	90 à 94	95 à 99	100 à 104	105 à 109	110 à 114	115 à 119	120 à 124
Patte antérieure phalanges											
externes	—	—	—	—	—	11	11	8	3	—	—
internes	—	—	—	—	—	4	12	8	6	1	1
Patte postérieure phalanges											
externes	1	4	14	7	—	—	—	—	—	—	—
internes	1	5	14	14	6	—	—	—	—	—	—

Phalanges 2 antérieures.

La confrontation du tableau 28 avec son correspondant de l'étude préliminaire (p. 755) montre diverses analogies. Si on considère les trois rapports calculés, on y verra une moindre différence entre externes et internes dans la race palustre. Cela peut provenir du fait que les pattes étaient moins déviées et les aplombs meilleurs, mais on peut objecter aussi que cela résulte d'une incertitude du

triage. Je donne encore, tableau 30, des mesures comparatives que je n'ai pas toutes publiées dans l'étude préliminaire mais qui pourraient être d'utiles bases de comparaison.

Tableau 30. — *Phalanges 2 antérieures.*

	Longueur extérieure 1 mm	Largeur proximale 4 mm	Largeur diaphyse 6 mm	Largeur cav. glén. externe A mm	Largeur cav. glén. interne B mm	Diamètre condyle interne 14 mm	Rapport 4/2 %	Rapport B/A %	Rapport 14/C %
St-Aubin 33 externes	38,8	26,4	21,2	14,7	11,8	21,7	76,6	85	73,8
32 internes	38,2	27,2	21,4	15,6	12,5	21,6	77,8	86,3	71,6
Vaches 20 externes	50,1	35,2	27,8	18,5	28	28	77,8	80,7	72,3
actuelles 20 internes	50,4	35,8	28,6	19,5	27,3	27,3	79,1	79,2	67,2

Le rapport, 4 sur 2, indice de largeur proximale, si l'on veut, diffère assez peu dans les deux races. Je l'ai calculé pour le Bison d'Europe du musée; il vaut, pour les deux phalanges externes: 88 %, pour les deux internes: 92,4 %. C'est une indication de notable différence probable. Le rapport, B sur A, des largeurs externes et internes des cavités glénoïdes, plus fort à Saint-Aubin qu'actuellement, signifie une moindre différence de largeur entre les deux parties de la cavité que dans la race actuelle.

Pour ce caractère, le Bison se rapproche de la race néolithique (Externes, *Bison* 84,5 %, *B. t. brachyceros* 85 %; Internes, *Bison* 86,8 %, *B. t. brachyceros* 86,3 %), mais en fait la surface articulaire, chez le Bison — du moins chez l'individu considéré — est relativement bien plus vaste, comme le montre justement l'indice de largeur proximale, 4 sur 2, qui correspond en quelque sorte à un étalement de la surface articulaire.

Phalanges 2 antérieures. Différences sexuelles.

J'ai calculé à part les moyennes des phalanges qu'on peut logiquement attribuer à des mâles, mais il y en a certainement d'autres dans le reste du lot que je n'ai pas su reconnaître à coup

sûr. Le tri tel que je l'ai fait se présente comme suit, classement selon la largeur proximale:

	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
54 femelles présumées . .	1	0	3	6	21	17	5	1	1	—	—	—
11 mâles présumés. . .	—	—	—	—	—	—	—	3	2	3	2	1

Le tableau suivant donne les caractéristiques des pièces sûrement mâles, comparées à l'ensemble.

Tableau 31. — *Phalanges 2 antérieures. Différences sexuelles.*

		Longueur interne	Largeur proximale	Diamètre ant.-post. externe	Diamètre ant.-post. interne	Diamètre ant.-post. condyle externe	Hauteur entre surfaces articul.	Rapport $\frac{4}{2}$	Rapport $\frac{C}{H}$
		2 mm	4 mm	10 mm	11 mm	C mm	H mm	%	%
St-Aubin ensemble des phalanges antérieures	externes	34,8	26,4	30,4	26,4	29,5	29	76,6	101,8
	internes	34,9	27,2	30,9	26,9	30,1	28,5	77,8	105,7
St-Aubin mâles présumés	externes	38,1	30,8	34,1	30,3	33,8	31,6	80,8	107,1
	internes	37,9	30,3	34,5	30,1	33	29,9	80,3	110,8

Les mêmes remarques s'imposent que pour les phalanges I, les écarts entre mâles et femelles sont loin d'approcher ceux de la race actuelle. En particulier, on peut voir l'importance qu'il y a à séparer les externes des internes pour le rapport, C sur H, par exemple, où externes et internes femelles puis externes et internes mâles font une série continue, artificielle.

Phalanges 3.

La couche profonde a fourni 168 phalanges dont 22 très détériorées, plus 38 juvéniles sur lesquelles 18 non mesurables. En outre, six pièces de grande taille dont il sera question plus loin.

En définitive, il entre en considération, comme pièces de *B. t. brachyceros*, 20 os juvéniles et 102 os de subadultes ou adultes. Le classement de ces troisièmes phalanges s'est trouvé une entreprise délicate. J'avoue sans ambage que j'y ai renoncé pour les juvéniles. D'ailleurs, en comparant les phalanges actuelles de subadultes à des souliers de bébés, je signalais la simplicité de leurs formes ébauchées. Pour des veaux, le classement est impossible, toutes les

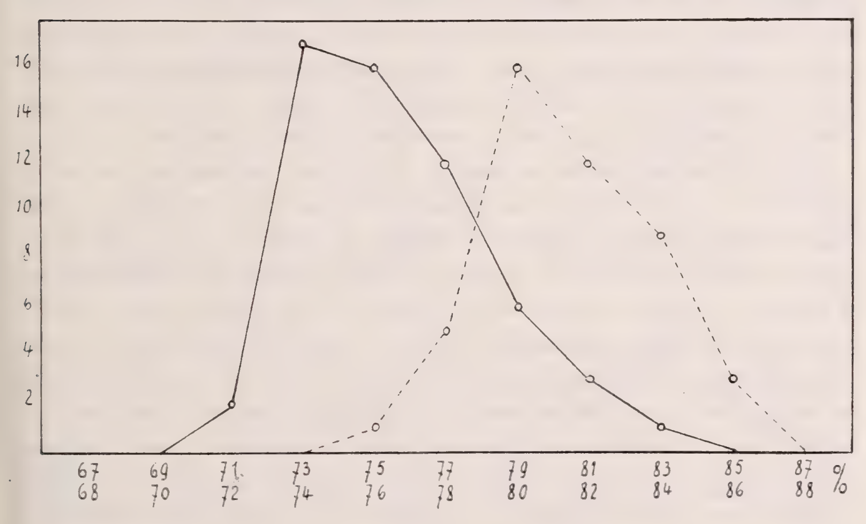


Fig. 7. — *Troisièmes phalanges.*

Rapport de la longueur dorsale à la longueur totale 2 sur 1. En trait plein, courbe de variation de 57 antérieures, en pointillé, 45 postérieures.

phalanges sont si semblables qu'on peut se demander même s'il aurait quelque utilité.

Même les phalanges de subadultes — taille d'adulte, mais forme simple et « talon » absent ou peu marqué — m'ont donné de la difficulté. Si, dans la majorité des cas, on ne saurait hésiter pour l'attribution d'une pièce aux antérieures quand la sole est en croissant ou aux postérieures si elle affecte l'allure d'un pied bot, il reste après ce premier tri un lot embarrassant, comprenant des phalanges antérieures internes à sole peu cambrée, ressemblant de ce fait à des postérieures. Il faut longtemps manipuler et « s'imprégner » des allures typiques avant de trancher les cas douteux. Les courbes de variation montrent cependant, après coup, que le résultat final ne saurait être influencé gravement par les erreurs

probables et permettent éventuellement des corrections d'erreurs évidentes. Je donne à titre d'exemple celle du rapport, 2 sur 1, de la longueur dorsale à la longueur totale, qu'on pourra comparer à celle de l'étude préliminaire (p. 746).

Remarquons incidemment que même les phalanges juvéniles, pratiquement indiscernables, se partagent nettement en deux lots, correspondant d'évidence aux antérieures et aux postérieures; les premières avec un sommet de courbe indiqué nettement à 75-76, les secondes avec un mode à 81-82. Donc les modes y sont déplacés vers la droite par rapport aux adultes, et par conséquent l'asymétrie de la courbe des adultes, quand elle s'étale vers la droite, est due à la présence de pièces à caractères encore juvéniles.

Les différences entre externes et internes dépendent certainement des aplombs, mais les aplombs étaient tels dans la race de Saint-Aubin qu'il est quasi-impossible de faire le triage de visu; encore moins peut-on le faire par des variations différentielles d'indices. Le recouvrement des courbes est tel que la courbe résultante est presque unimodale. J'avais fondé quelque espoir sur le déversement de la phalange qui s'était révélé un bon caractère, au moins pour les postérieures actuelles. Je retrouve bien l'indication d'une telle différence dans la race néolithique, mais rien de déterminant. J'ai donc renoncé à cette distinction pour les phalanges 3 et je donne, dans le tableau 32, les moyennes globales.

Tableau 32.

Phalanges 3, juvéniles, puis antérieures et postérieures d'adultes.

	Long. totale (1)	Long. sauf talon (E)	Long. dorsale (2)	Long. partie articul. F	Hauteur 8	Rapport $\frac{2}{1}$	Rapport $\frac{F}{2}$	Rapport $\frac{8}{1}$	Rapport $\frac{8}{E}$
20 phalanges juvéniles	52,4	52,4	41	31,7	26,9	79	77	51,3	51.3
57 phalanges antérieures . . .	66,5	64,5	50,5	38,9	30,8	76	77,1	46,4	47,8
45 phalanges postérieures . . .	60	58,7	48,3	36	30,2	80,8	74,5	50,6	51,6

La comparaison des moyennes des rapports avec celles de l'étude préliminaire (p. 744) a été pour moi une révélation ! Je n'avais guère été frappé d'abord par une particularité des petites phalanges lacustres qui est l'allongement relatif de leur sole, en avant de l'articulation, où, ce qui revient peut-être au même, la petitesse de leur face articulaire. C'est la confrontation des rapports 2 sur 1 et surtout F sur 2 qui a fixé mon attention sur cette différence si nette. Tandis que pour le premier de ces rapports, longueur dorsale

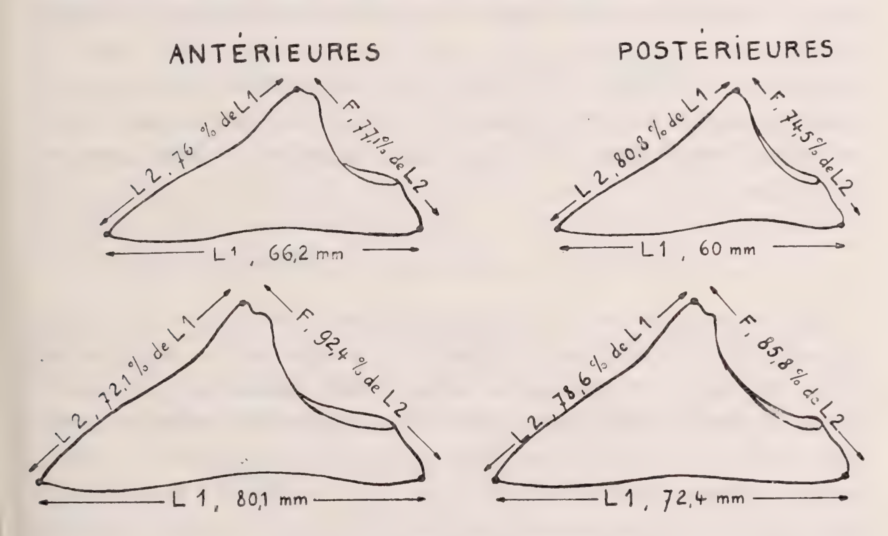


Fig. 8. — *Troisièmes phalanges.*

Schémas comparés des phalanges 3 de *B. t. brachyceros*, en haut et *B. t. domesticus* actuel, en bas. Les proportions sont celles des moyennes, les dessins sont à la même échelle.

sur longueur totale, la grosse majorité des actuelles oscille entre 69 et 72%, je ne trouve, à Saint-Aubin, que deux phalanges où le rapport est si faible, la presque totalité des antérieures d'adultes variant entre 73 et 78%. De même pour le rapport F sur 2 qui à Saint-Aubin est bien inférieur, dans les phalanges a n t é r i e u r e s à ce qu'il est dans les p o s t é r i e u r e s actuelles, lesquelles ont déjà cet indice notablement plus petit que les antérieures actuelles. Les schémas, figure 8, représentent ces différences.

Ces silhouettes de phalanges sont dessinées selon les proportions moyennes, exactement à la même échelle. On voit que celles de la race palustre sont non seulement plus petites, mais encore relative-

ment plus allongées en avant. Elles s'opposent en cela aux phalanges actuelles, surtout aux juvéniles actuelles dont la silhouette s'inscrit dans un triangle isocèle, presque équilatéral même chez les jeunes mâles. L'angle aigu de la pointe de la phalange (à gauche sur les figures) mesuré sur les schémas, accuse dans les antérieures: Saint-Aubin, 37°; actuelles, 41°, et dans les postérieures, Saint-Aubin, 36½°; actuelles, 41½°. Il exprime sous une autre forme cette particularité des phalanges, et par conséquent et à plus forte raison des onglons: les sabots dans la race néolithique s'allongeaient nettement plus à plat, en avant du boulet. En outre, la position de la surface articulaire, très en arrière, prouve que le paturon devait être très oblique, c'est-à-dire que la patte était nettement bas-jointée. Ce sont là, me semble-t-il, des caractères primitifs.

Variabilité des phalanges antérieures.

Les différences entre externes et internes sont loin d'être aussi discernables que dans notre grande race actuelle. Le matériel est plus hétérogène et les écarts certainement moindres qu'actuellement. J'espérais trouver au moins des courbes de variation bimodales pour les valeurs les plus caractéristiques, mais la superposition des courbes est telle que les deux sommets n'y sont guère apparents. Voici, par exemple, les longueurs (nº 1) pour l'ensemble des phalanges antérieures.

55 à 56	57 à 58	59 à 60	61 à 62	63 à 64	65 à 66	67 à 68	69 à 70	71 à 72	73 à 74	75 à 76	77 à 78
1	0	3	8	7	13	10	5	5	4	2	0

On voit qu'une pièce (55 mm.) aurait dû être classée avec les juvéniles, elle sort trop de la courbe de variation. Reste une courbe asymétrique. Il y a tout de même une indication de la différence cherchée. Le groupe 61-62 mm. pourrait bien correspondre au mode pour les externes, contre 65-66 mm. pour les internes. L'écart, moindre que dans la race actuelle, serait bien celui auquel on pourrait s'attendre. Dans la race actuelle, c'est le rapport des longueurs des surfaces articulaires (étude préliminaire, p. 748) qui offrait le plus de différence entre externes et internes, moyennes 68% et 73,4%. La moyenne globale à Saint-Aubin est 74,3%.

Voici quelle est la variabilité de ce rapport dans les deux séries:

	63 à 64	65 à 66	67 à 68	69 à 70	71 à 72	73 à 74	75 à 76	77 à 78	79 à 80	81 à 82	83 à 84	85 à 86
Saint-Aubin . .	—	—	2	3	9	12	18	5	3	3	1	—
Actuelles . . .	2	4	7	5	10	6	6	1	—	—	—	—

On voit que si la race actuelle présente l'ébauche de deux sommets (67-68% et 71-72%) rien de tel n'apparaît dans la race palustre où l'écart entre externes et internes est trop faible.

Phalanges antérieures, différences sexuelles.

Dans un matériel aussi hétérogène, où l'aspect des pièces varie tellement avec l'âge des animaux, il n'est guère possible de discerner ce qui peut être mâle, sauf dans les cas bien nets d'os massifs à grandes surfaces articulaires. Dans ces conditions, il faut renoncer à cette discrimination.

LE BASSIN

Il n'y a pas grand-chose à tirer des fragments d'os coxal, tous plus ou moins gravement détériorés. Sur 41 morceaux, 26 sont

TABLEAU 33. — *Fragments d'os coxal.*

	Grand diamètre cavité cotyloïde	Diamètre rebord externe	Diamètre perpendic. à A	Largeur rameau acétabulaire
	A mm	B mm	C mm	19 mm
2 fragments de jeunes . . .	42	52,5	41	34
Minimum	44	56	42	46
13 fragments d'adultes . . .	47,5	61,3	46,7	49,3
Maximum	53	65	51	53
Vache de Simmenthal.	60	75	59	67

A = plus grand diamètre de la cavité mesuré sur les rebords internes, c'est-à-dire sur les liserés marqués par le jeu de la tête du fémur.

B = diamètre à peu près parallèle à A, du sourcil cotyloïdien au rebord extrême du tubercule.

C = diamètre perpendiculaire à A, je n'ai pu le mesurer que sept os dont cinq d'adultes.

totalement inutilisables. Les 15 pièces restantes ne peuvent guère donner lieu qu'à des mesures de la cavité cotyloïde. Deux d'entre elles sont des os de jeunes, dont les sutures sont encore visibles, à l'une il manque même le pubis. Je donne les moyennes de l'ensemble, tableau 33.

La variation du grand diamètre correspond bien à celle que donnent E. Kuhn et Hescheler et Rüeger.

LE FÉMUR

Comme l'os coxal, le fémur ne subsiste que sous forme de fragments dont la majorité sont dans un triste état. J'ai dû éliminer 18 fragments d'adultes, 13 fragments de subadultes — taille normale mais épiphyses non entièrement soudées — et 9 de juvéniles, très petits. Il reste, en tout et pour tout, 5 fragments proximaux et 11 fragments distaux. Dans ces conditions je me contente de donner les moyennes des mesures essentielles que j'ai pu prendre.

Tableau 34. — *Fémur. Extrémités proximales.*

		Largeur maximale	Largeur tête	Diamètre ant.-post. tête	Largeur inter-trochantérienne	Distance trochanter tête
		12 mm	13 mm	23 mm	A mm	B mm
St-Aubin	Minimum	106	55	30	108	43
5 pièces	Moyenne	110,7	58	40,8	110,4	44
	Maximum	115.5	62	43.5	112	45
Vache de Simmenthal		132	69	53,5	136	60

A = distance du sommet du grand trochanter au point le plus saillant du petit trochanter.
B = distance la plus courte du rebord du grand trochanter à la tête du fémur.

Pour les extrémités distales, comme il n'y a pas de différences sensibles entre pièces provenant d'adultes d'une part et fragments à suture visible d'autre part, je donne les moyennes globales.

Tableau 35. — *Fémur. Extrémités distales.*

	Diamètre Maximum épiphyse	Distance Condyle lèvre externe	Largeur Maxim. épiphyse	Largeur Condyles	Largeur Maxim. trochlée	Largeur Condyle interne	Longueur Condyle interne
	A	B	18	19	20	C	D
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
St-Aubin Minimum	108	87	83	70	34	30	48
11 pièces Moyenne	115,4	91,7	85,1	74,1	35,4	34,4	50,5
Maximum	123	99	91	78	38	37	52
Vache de Simmenthal	150	117	106	88	43	43	67

A = maximum possible, ce n'est donc pas le n° 30 de Duerst .

B, mesure analogue à A mais du condyle externe au point opposé le plus éloigné, sur le rebord de la lèvre externe de la trochlée.

C et D sont le petit et le grand diamètre de l'ovale que dessine le condyle interne en vue postérieure. Leur rapport est très différent chez *Cervus*, par exemple. (Moyenne *B. t. brachyceros* 68,3 %, *Cervus*, moins de 60 %).

LE TIBIA

Je n'ai aucun tibia entier et j'ai dû éliminer quantité de fragments, la presque totalité provenant de juvéniles et de subadultes, en tout 44.

Il reste alors un nombre infime d'extrémités proximales, six, dont quatre montrent encore des traces de suture. Les extrémités distales, par contre, sont plus nombreuses; j'en ai pu mesurer 35 dont 5 à épiphyses à peine soudées ou recollées par moi-même. Il semble évident que cette différence de nombre entre les deux extrémités vient de l'usage d'extraire la moelle dans la partie évasée de l'os qui est ainsi détruite. Là encore, il est remarquable de trouver 16 fragments proximaux sans épiphyse, plus 4 fragments de subadultes à suture visible contre 2 d'adultes seulement. Il semble bien que les têtes de tibias d'adultes étaient systématiquement brisées tandis que celles des jeunes paraissent avoir été souvent négligées.

Tibia. Extrémités proximales.

Je me contenterai de donner deux mesures et leur rapport, en fournissant à part celles d'une extrémité à épiphyse libre que

j'ai pu recoller sur le morceau de diaphyse correspondant, fragment de Grand Bos jeune qui n'est sans doute pas d'un mâle de la race *brachyceros*. En effet, ce n'est peut-être pas par hasard que chez lui le rapport du diamètre à la largeur est si différent de celui des cinq autres pièces, subadultes compris, où il fluctue assez peu (de 90,2% à 95,4%). Cet indice de 98,2% signifie que l'articulation du genou était particulièrement étroite, surtout pour une bête de la taille de notre vache de Simmenthal. J'attribue ce fragment à l'espèce sauvage *Bos primigenius*, considérant qu'il s'agit probablement d'une génisse, en faisant remarquer que son étroitesse relative correspond sans doute à un arrière-train médiocre comparé à la masse de l'individu.

Tableau 36. — *Tibia. Extrémités proximales.*

	Largeur maximale épiphyse	Diamètre ant.-post. maxim.	Rapport $\frac{12}{6}$
	6 mm	12 mm	%
Saint-Aubin 5 pièces dont 3 subadultes	89,1	82,6	93,2
1 Grand Bos subadulte .	107	105	98,1
Vache de Simmenthal . .	110	103	93,2

Tibia. Extrémités distales.

Je donne à part les moyennes des cinq fragments de subadultes reconnaissables à leurs épiphyses à peine soudées ou que j'ai pu recoller. Leurs dimensions sont telles qu'ils ne dépassent pas la variabilité des adultes.

Les moyennes élevées des subadultes résultent de la présence de deux gros fragments sur cinq, qui sont deux des plus fortes pièces de l'ensemble et que j'attribue à des mâles. Si c'est bien le cas, on pouvait s'attendre, en sériant les pièces, à trouver des courbes

Tableau 37. — *Tibia. Extrémités distales.*

	Largeur maxim. épiphyse	Diamètre ant.-post. épiphyse	Largeur surf. articul.	Largeur surf. int. trochlée	Diamètre ant.-post. trochlée	Largeur trochlée	Largeur surf. artic. externe	Rapport $\frac{14}{10}$	Rapport $\frac{24}{26}$	Rapport $\frac{26}{22}$
	10 mm	14 mm	22 mm	24 mm	26 mm	A mm	B mm	%	%	%
Saint-Aubin : 5 subadultes .	58	45	52,6	18,6	40,2	41	11,8	77,6	46,5	76,3
St-Aubin Minimum	43.5	36.5	44	16	34	36	8	67.7	43.6	(66)
30 adultes Moyenne	57,5	41,6	50,5	18	37,2	39,8	11,3	72,4	48,3	73,6
Maximum	65	48	57	21	44	45	13	79.8	52.9	(78.6)
Vache de Simmenthal . .	74	58	65	24	51	50	14	78,4	47,1	78,4

A = largeur de la trochlée, non comprise la surface externe d'articulation de l'os malléolaire.

B = largeur de la surface articulaire avec l'os malléolaire.

En somme A + B = largeur de la surface articulaire distale, n° 22 de Duerst.

bimodales, pour les rapports exprimant la massivité relative, tel que le rapport du diamètre à la largeur (14 sur 10) :

67 à 68	69 à 70	71 à 72	73 à 74	75 à 76	77 à 78	79 à 80	81 à 82	83 à 84
3	6	8	5	6	4	2	1	0

Mais il n'y a guère qu'une indication de double sommet, le nombre de pièces est insuffisant et le résultat est peu convainquant. Voici encore la variabilité de la largeur de l'épiphyse :

47 à 48	49 à 50	51 à 52	53 à 54	55 à 56	57 à 58	59 à 60	61 à 62	63 à 64	65 à 66	67 à 68
0	1	1	3	8	9	6	4	1	2	0

LA ROTULE

J'ai retrouvé 26 rotules dont 9 en mauvais état. Il est difficile de se faire une opinion sur la nature de la plus grosse pièce, je la considère comme provenant d'une femelle sauvage.

Tableau 38. — *Rotule.*

		Longueur 1 mm	Largeur 2 mm	Epaisseur 3 mm	Rapport 2/1	Rapport 3/1	Rapport 3/2
St-Aubin	Minimum	56	45	30	75	50	60.4
16 pièces	Moyennes	60,8	49,7	33,3	81,8	54,8	67,1
	Maximum	67	58	39	88.3	58.2	73.1
1 Grand Bos . . .		74	63	44	85,1	59,5	69,8
Vache de Simmenthal		74	62	45	83,4	60,8	72,6

L'OS MALLÉOLAIRE

13 pièces mesurables, dont le tableau 39 donne les caractéristiques.

Tableau 39. — *Os malléolaire.*

		Hauteur 1 mm	Largeur 2 mm	Epaisseur 3 mm	Largeur surf. articulaire proximale 4 mm	Rapport 1/2 %
St-Aubin	Minimum	20.5	27	13	25	68.3
13 pièces	Moyenne	23,4	30,6	15,8	28,1	76,5
	Maximum	26.5	33.5	19	32	81.6
Vache de Simmenthal		34	43,5	24	35	78,2

L'ASTRAGALE

Os court et compact, l'astragale a subi peu de détériorations graves et je n'ai éliminé pour les mensurations que quatre pièces. En outre son allure, frappante pour le profane, le fait peut-être mieux remarquer dans les fouilles, en sorte que je dispose de 60 échantillons. C'est une heureuse circonstance pour établir la variation de grandeur de la population de Saint-Aubin. Il est seule-

ment dommage qu'il ne soit pas possible de distinguer l'âge relatif des pièces.

La plupart du temps, c'est le manque de matériel qui crée des hiatus artificiels dans les séries, plus grande est l'abondance du matériel moins on est tenté d'imaginer des mélanges raciaux. Dans le cas de la courbe de croissance elle peut être dessinée de façon satisfaisante, et elle est instructive. Les deux astragales de

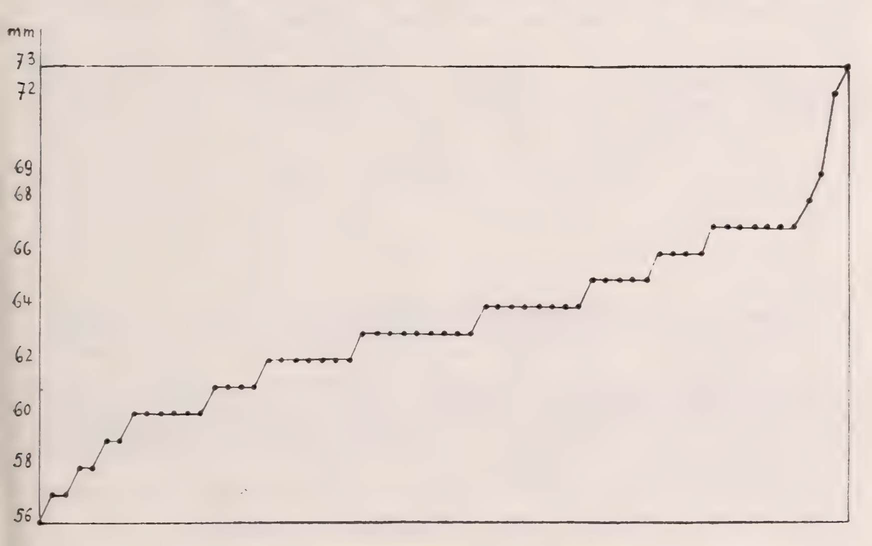


Fig. 9. — *Astragale.*
Variation de la longueur externe (n° 1), ordre de taille croissante.

Grand Bos qui figurent au sommet de la courbe, avec des longueurs de 72 et 73 mm., quoique détachés du reste, peuvent parfaitement être considérés comme des extrêmes d'une variabilité normale (fig. 9).

En représentant la même série en courbe de fréquence, on aurait, par catégories de deux en deux unités:

56 à 57	58 à 59	60 à 61	62 à 63	64 à 65	66 à 67	68 à 69	70 à 71	72 à 73
3	4	10	16	13	10	2	0	2

On voit que, même dans ce cas, il faut se défendre de la tendance à regarder ces deux grosses comme représentant des échantillons d'une autre race. Je les fais figurer à part dans le tableau des

Tableau 40. — *Astragale.*

		Longueur externe	Longueur interne	Longueur poulie	Longueur corps	Largeur tête	Diamètre ant.-post. maxim.	Angle de torsion	Rapport $\frac{7}{5}$	Rapport $\frac{5}{1}$	Rapport $\frac{3}{2}$
		1	2	3	5	7	10	18			
		mm	mm	mm	mm	mm	mm	degrés	%	%	%
St-Aubin	Minimum	56	52,5	29	36	30	29	82	83,3	62,7	55,2
60 pièces	Moyenne	63,1	56,7	35,7	42,6	38,5	34,9	85	90,5	67,6	60,6
	Maximum	68.5	62,5	40,5	47	43	38	89	95,4	73,3	67,3
2 Grands Bos . .		72,5	64,5	41,2	48,7	45	40,2	85,5	92,2	67,2	64,2
Vache Simmenthal		83	74,5	46	57	51	47,5	84	89,5	68,7	61,8

moyennes, mais leurs dimensions entrent dans les calculs d'ensemble. Les minimums et maximums indiqués sont ceux d'autres pièces.

Je considère les deux astragales de Grand Bos comme provenant de mâles *brachyceros* de belle taille. Comme ils montrent un indice élevé du rapport largeur de tête à largeur du corps (7 sur 5), j'ai sérié mes pièces selon les valeurs croissantes de cette mesure pour mettre en évidence une hétérogénéité éventuelle.

Rapport des longueurs de la tête et du corps de l'astragale :

82 à 83	84 à 85	86 à 87	88 à 89	90 à 91	92 à 93	94 à 95	96 à 97
1	4	4	11	14	11	11	0

Courbe asymétrique, comme toujours lorsque les écarts entre les deux types sont insuffisants pour laisser apparaître deux sommets.

Dans la figure 10, j'ai essayé de représenter la corrélation de ce rapport avec la taille des os exprimée par leur longueur externe, n° 1. J'ai artificiellement figuré par des points noirs un groupe qui pourrait bien correspondre aux femelles. Les points blancs représenteraient les mâles. Si ma supposition était juste, on voit que ce rapport tendrait à diminuer avec la taille croissante. Les deux grosses pièces sont figurées par les deux derniers points blancs en haut et à droite (taille et indice forts). Mais je dois reconnaître que

ce partage hypothétique est uniquement fondé sur la présence d'une bande oblique vide entre les deux groupes et que les liaisons

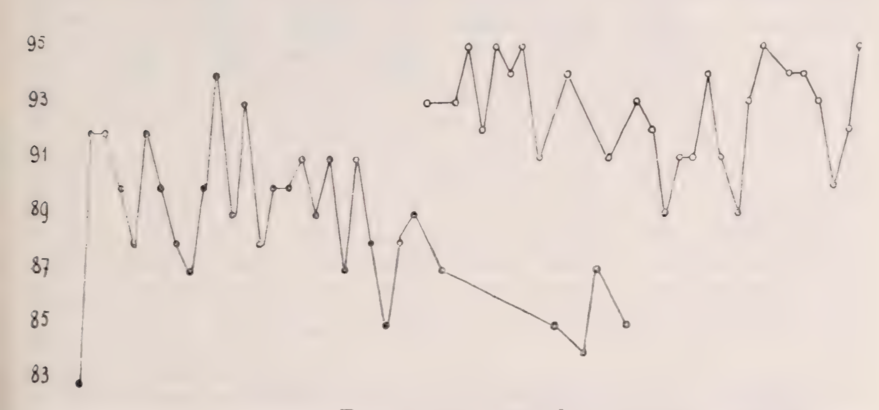


Fig. 10. — *Astragale.*
Corrélation entre le rapport 17 sur 5 et la longueur externe. De gauche à droite, tailles croissantes.

entre les points sont sujettes à caution. Il aboutit d'ailleurs à une proportion exagérée de mâles.

LE CALCANEUM

Au contraire de l'astragale, le calcanéum juvénile se reconnaît facilement à l'absence de la tubérosité. J'ai éliminé des mesures 30 fragments provenant presque tous de jeunes ou de très jeunes individus. Il en reste 66, dont 31 d'adultes, 18 de subadultes et 17 de juvéniles, ces derniers, brusquement plus petits, légers et spongieux. Le tableau 41 résume les principales mesures.

On remarque que la largeur, n° 6, est en moyenne plus grande chez les subadultes que chez les adultes, il en est de même de la mesure n° 12 et du diamètre B. Comme dans d'autres cas précédents on soupçonne la présence d'une proportion élevée de jeunes mâles. Quant aux rapports que je donne, ils dépendent visiblement de la croissance. Quand il y a deux causes efficientes de variabilité, comme ici l'âge et le sexe, il est difficile de discerner la part de chacune d'elles. J'ai tenté de m'en faire une idée en considérant

Tableau 41. — *Calcaneum. Comparaison juvéniles, subadultes, adultes.*

	Longueur bord antérieur	Largeur maximale	Largeur minimale	Diamètre ant.-post. maxim.	Longueur surface articulaire du cuboïde	Diamètre base de l'apophyse du cuboïde	Rapport $\frac{B}{10}$	Rapport $\frac{6}{A}$
	A mm	6 mm	7 mm	10 mm	12 mm	B mm	%	%
17 juvéniles	42,5	34,5	12	45,9	29	43,9	95,9	81,5
18 subadultes	60,8	41,5	15,5	54,2	33,5	47,8	88,7	68,7
31 adultes .	62,6	41,2	15,9	54,9	32,6	47,4	86,3	65,9

A = longueur du bord antérieur, du rebord de la surface articulaire à la proéminence avant la tubérosité. C'est la mesure selon Hue, celle de Duerst ne peut pas se prendre en l'absence de tubérosité, donc chez les jeunes.

B est en somme la basse du triangle que figure l'apophyse du cuboïde, de l'apophyse antérieure au creux de l'encoche, en arrière de la surface articulaire du cuboïde.

la corrélation entre la largeur nº 6 et la longueur A, chez les juvéniles et les subadultes (fig. 11).

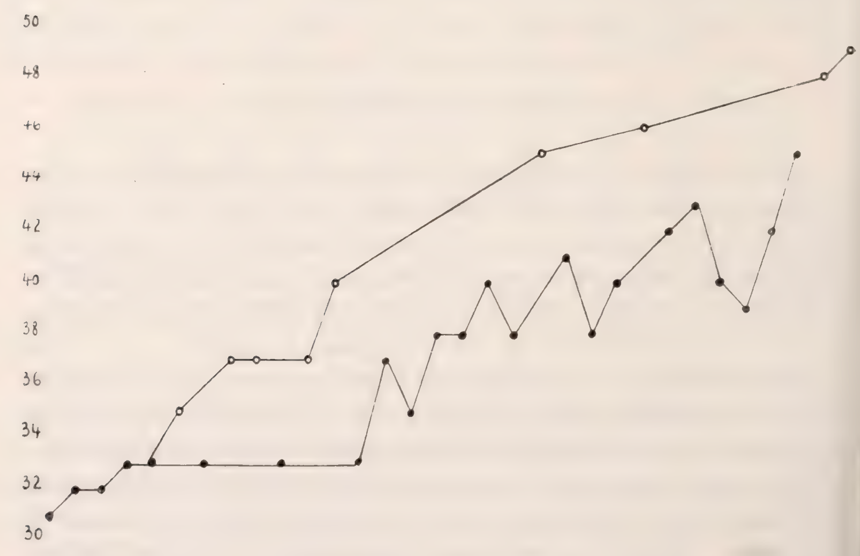


Fig. 11. — *Calcaneum.*

Corrélation de la largeur à la longueur chez les juvéniles et les subadultes. En abscisses, sériation selon les longueurs croissantes.

Au début, dans les plus petites pièces juvéniles, il semble qu'il y ait uniformité, mais bientôt une nette divergence paraît se produire; le groupe inférieur, plus nombreux et par cela même plus fluctuant, serait les femelles. Les mâles, plus rares, se détachant nettement, je ne pense pas qu'il y ait trop d'arbitraire à rejoindre par une ligne les points blancs qui les représentent. Et, en effet, les deux derniers points blancs, en haut à droite, correspondent à deux calcanéums de subadultes plus forts que les plus forts adultes et que j'attribue, presque avec certitude, à de jeunes taureaux de la race *brachyceros*. En tout cas, il est incontestable que la largeur du calcanéum augmente relativement moins que la longueur, au cours de la croissance, et il est au moins très probable que cette augmentation de largeur est relativement plus forte chez le mâle que chez la femelle.

De là les particularités de l'indice de largeur (6 sur A) dans les trois groupes. Très élevé chez les juvéniles, il est plus fort chez les subadultes que chez les adultes, et cela pour deux raisons, d'abord sa diminution avec la croissance et ensuite par la proportion plus grande de mâles chez les subadultes. Mais les fluctuations des valeurs de cet indice sont telles chez les adultes que sauf pour les cas extrêmes, je ne peux pas, objectivement, définir ce qui appartient à l'un et l'autre sexe. Un rapport de 75% est certainement d'un mâle, un indice de 60% une femelle à coup sûr. Or il se trouve que

TABLEAU 42. — *Calcaneums d'adultes.*

	Longueur du bord antérieur	Longueur	Largeur tubérosité	Largeur maximale	Largeur minimale	Diamètre ant.-post. tubérosité	Diamètre ant.-post. maximal	Diamètre ant.-post. apophyse de cuboïde	Rapport $\frac{6}{1}$	Rapport $\frac{5}{9}$
	A mm	1 mm	5 mm	6 mm	7 mm	9 mm	10 mm	B mm	%	%
St ubin, 31 pièces										
Minimum	55	116,5	27	38	13,5	31	50	44	30,6	77,1
Moyenne	62,6	124,2	29,9	41,2	15,9	36	54,9	47,4	33,1	83,2
Maximum	68	134	34	48,5	19	43	58	54	42,2	91,4
Va ne de mmenthal	75	152	38	57	21	48	71	60	37,5	79,2

les deux plus gros os d'adultes accusent respectivement 74,6% et 60,3%. L'un provient d'un mâle, l'autre d'une femelle. Cela démontre dans un cas précis que la femelle aussi de la race *brachyceros* atteignait dans des cas exceptionnels une taille respectable. C'est l'occasion de rappeler que la variation individuelle est toujours plus grande qu'on ne s'y attend.

Le tableau 42 donne les moyennes pour les adultes.

LE SCAPHOCUBOÏDE

Après élimination de 10 os très détériorés, il reste 45 pièces où la plupart des dimensions peuvent être mesurées ou appréciées

TABLEAU 43. — *Scaphocuboïde.*

	Largeur totale	Largeur articulat. de l'astragale	Largeur articulat. du calcaneum	Diamètre ant.-post. maxim.	Longueur articulat. métatarsien	Largeur articulat. métatarsien	Longueur articulat. tarsien 2-3	Largeur articulat. tarsien 2-3	Hauteur du cuboïde	Rapport $\frac{6}{2}$
	1 mm	2 mm	3 mm	6 mm	9 mm	10 mm	11 mm	12 mm	20 mm	%
St-Aubin, 44 pièces										
Minimum	43	35	8	38	25	15	24	15	31	88,4
Moyenne	49,3	38,9	10,1	47,1	29,5	18,3	28,5	17,7	36,5	97,8
Maximum	57	45	12	55	34	24	33	22	43	104,1
Vacha Simmenthal	68	50	14	70	36	21	soudés	soudés	51,5	102,9

avec suffisamment d'exactitude. Dans deux cas seulement le tarsal 2-3 était soudé à cet os.

La moyenne des hauteurs du cuboïde (nº 20) résulte de 35 mesures seulement, l'apophyse étant souvent sérieusement endommagée. La variabilité est assez grande, sans qu'on puisse mettre une hétérogénéité en évidence. Ainsi, pour la largeur totale (nº 1):

43 à 44	45 à 46	47 à 48	49 à 50	51 à 52	53 à 54	55 à 56	57 à 58
1	4	12	15	7	3	2	1

Le rapport 10 sur 9, indice de largeur de la surface articulaire du métatarsien, présente une grande amplitude de variation. Comme la forme de cette surface est très différente dans les métatarsiens de mâles actuels comparés à ceux des femelles, j'espérais retrouver dans les scaphocuboïdes au moins un indice de différence sexuelle.

Indice de largeur de la surface articulaire pour le métatarsien.

52 à 53	54 à 55	56 à 57	58 à 59	60 à 61	62 à 63	64 à 65	66 à 67	68 à 69	70 à 71	72 à 73	74 à 75
1	0	2	5	9	8	8	7	3	1	0	1

La simple sériation ne donne pratiquement pas de renseignement. Un essai de figurer la corrélation avec la taille de l'os semble montrer que l'indice décroît avec l'augmentation de la grandeur, mais cela ne donne encore rien de probant. Eu égard à la modification de valeur du rapport avec la croissance, j'ai considéré seulement les trente plus grandes pièces, éliminant ainsi un tiers du contingent comme provenant de jeunes individus; j'ai alors la sériation suivante:

52 à 53	54 à 55	56 à 57	58 à 59	60 à 61	62 à 63	64 à 65	66 à 67	68 à 69	70 à 71	72 à 73
0	0	2	3	8	5	4	6	1	1	0

Ainsi se révèlent les deux modes attendus, correspondant à des différences sexuelles. Un sommet à 60-61% pour les femelles, l'autre à 66-67% pour les mâles. Quand on supprime — artificiellement — dans la mesure du possible une des causes de variation, ici la croissance, l'autre facteur, sexuel, est mis en évidence.

L'OS TARSIEN 2-3

Onze pièces seulement, toutes mesurables, résultats résumés tableau 44.

Tableau 44. — *Tarsien 2-3.*

	Largeur maximale	Diamètre ant.-post.	Longueur surface articulaire proxim.	Largeur surface articulaire proxim.	Longueur surface articulaire distale	Largeur surface articulaire distale	Hauteur
	A mm	B mm	C mm	D mm	E mm	F %	G %
St-Aubin Minimum	31.5	18	26,5	17	28	16	11
11 pièces Moyenne	34	20,2	29,2	18,5	30,5	17,7	12
Maximum	38	24	33	19,5	36	21,5	13,5
Vache de Simmenthal .	44,5	27	soudé	soudé	37,5	24	17

A = la dimension oblique maximale qu'on puisse prendre.

B, D et F se mesurent perpendiculairement à la face postérieure de l'os, c'est-à-dire en prenant appui sur cette face.

C et E sont prises perpendiculairement aux précédentes.

G = épaisseur maximale mesurée sur la face antérieure et non pas sur la face externe.

LES MÉTATARSIENS

J'ai longuement exposé les observations que me suggéraient les métacarpiens, j'insisterai d'autant moins sur les métatarsiens.

Tableau 45. — *Métatarsiens entiers.*

	Longueur maximale	Largeur minimale diaphyse	Diamètre ant.-post. diaphyse	Largeur épiphyse proximale	Rapport $\frac{9}{1}$	Rapport $\frac{11}{1}$
	1 mm	11 mm	20 mm	9 mm	%	%
St-Aubin Minimum	212	24	23	40,5	19,1	11,3
5 pièces Moyenne	215	25,6	23,4	43,2	20,2	11,8
Maximum	222	27,5	25	47	21,9	12,8
Vache Minimum	242	34	30	59,5	22,8	12,5
actuelle Moyenne	261	36,2	33,8	64,3	24,7	13,8
12 pièces Maximum	277	39	37	66	26,4	15,2
2 taureaux actuels.	261,5	48	39,5	75,5	31,4	18,4
	273	44	38	79,5	29	16,1
Vache de Simmenthal .	247	32	30	58	23,5	12,9

Je fournis cependant les mesures homologues sous la même forme pour faciliter toute comparaison.

On voit que je ne dispose que de cinq pièces entières, une sixième, bien plus petite, longueur 204 mm., à suture bien visible, n'entre pas dans le calcul des moyennes.

Dans le matériel actuel, on constate, comme pour les métacarpiens, à quel point les mâles, sans dépasser sensiblement la longueur des femelles, l'emportent pour toutes les dimensions de largeur et d'épaisseur. Ces différences sont particulièrement sensibles pour les rapports calculés. Or, sur les cinq métatarsiens néolithiques, quatre sont à peu près semblables, le cinquième est celui qui a fourni tous les maximums. On peut admettre qu'il s'agit d'un mâle et qu'il apporte une preuve de plus que les différences sexuelles sont moindres dans la petite race. Les rapports 9 sur 1, indice de largeur de l'épiphyse proximale, classés en fonction de la longueur croissante, donnent la série : 19,1% — 19,7% — **21,9%** — 19,2% — 20,2%. Le rapport souligné est celui du mâle présumé.

Métatarsiens. Extrémités proximales.

Tableau 46. — *Métartasiens. Extrémités proximales.*

	Largeur maximale	Diamètre ant.-post.	Longueur surface articulaire du tarsien 2-3	Largeur surface articulaire du tarsien 2-3	Longueur surface articulaire du scaphoïde	Largeur surface articulaire du scaphoïde	Rapport $\frac{18}{9}$	Rapport $\frac{B}{A}$
	9 mm	18 mm	A mm	B mm	C mm	D mm	%	%
St-Aubin Minima	36	38	27	15	26	15	91,1	49,2
49 pièces Moyenne	42,7	41,5	28,8	17,5	29,8	17,8	97,2	56,7
Maxima	52	48	33,5	21	34	23	105,6	67,7
Vaches Minima	59,5	56,5	40	21	37,5	20	86,9	50
actuelles Moyenne	64,3	59,8	44,6	26	40,8	24,3	92,9	58,4
12 pièces Maxima	66	63	47,5	29,5	44	28,5	99,1	69,8
2 jeunes taureaux actuels	75,5	67	50	36	44	29	88,7	72
	79,5	70	49	37	49	34,5	88	75,5
Vache de Simmenthal .	58	54	39	24	37	22	93,3	61,6

Dans le bétail actuel, la différence sexuelle est considérable pour la largeur de l'épiphyse, un des jeunes taureaux atteignant le maximum donné par HESCHELER et RÜEGER pour l'Aurochs. En comparaison, la vache-témoin fait figure de nain dont les dimensions sont en somme peu éloignées des maximums de la race palustre. On voit en outre que les taureaux ont un rapport du diamètre à la largeur, 18 sur 9, nettement faible, et un indice de largeur de la surface articulaire pour le tarsien, B sur A, beaucoup plus fort que les vaches. Il y a toutes chances qu'un os présentant à la fois 18 sur 9 faible et B sur A fort provienne d'un mâle, surtout si sa largeur épiphysaire est grande. Il se trouve que la valeur maximale, pour les vaches actuelles, de l'indice de largeur de la surface articulaire (69,8) est fournie par une vache de race schwytzoise, peut-être n'est-ce pas là qu'un simple hasard. Abstraction faite de cette valeur, l'écart entre mâles et femelles actuelles est considérable. On ne le retrouve guère à Saint-Aubin. Voici la variabilité de cet indice:

48 à 49	50 à 51	52 à 53	54 à 55	56 à 57	58 à 59	60 à 61	62 à 63	64 à 65	66 à 67
2	0	9	10	7	5	5	5	1	1

Il n'y a pourtant pas de doute que l'asymétrie de la courbe provient de la différence sexuelle cherchée, que les femelles ont un mode à 54-55%, tandis que les mâles, si le matériel était plus abondant en montreraient un peut-être aux environs de 60%.

Métatarsiens. Extrémités distales.

Deux fragments n'étaient pas mesurables. Le tableau 47 est comparable au tableau 21 des métacarpiens.

Les trois subadultes néolithiques, très voisins les uns des autres pour toutes les mesures sont certainement des femelles. D'ailleurs, contrairement aux métacarpiens, leurs dimensions moyennes sont inférieures à celles des adultes. Par ailleurs, les constatations faites sur les métapodes antérieurs se confirment. Ainsi, les métatarsiens actuels classés selon la largeur de l'articulation distale, n° 15, se présentent en série interrompue, les mâles se détachant du groupe des femelles.

	61 à 65	66 à 70	71 à 75	76 à 80	81 à 85
Actuels . .	3	7	5	0	2

TABLEAU 47. — *Métatarsiens. Extrémités distales.*

	Largeur distale de la diaphyse	Largeur surf. articul.	Diamètre ant.-post. distal diaphyse	Diamètre ant.-post. surface articulat.	Rapport $\frac{23}{15}$	Rapport $\frac{13}{15}$
	13 mm	15 mm	21 mm	23 mm	%	%
St-Aubin: 3 subadultes . .	25,8	46	44,2	27,3	59,4	58,4
St-Aubin Minimum	24,5	46,5	43	27	51,2	50,9
38 adultes Moyenne	26,8	50,7	47	29,4	58	57,2
Maximum	30	63	57	32,5	62,5	61,7
12 vaches Minimum	35,5	64,5	59	38,5	57,9	54,6
actuelles Moyenne	41,5	68,8	65,1	42,3	61,5	60,3
Maximum	44	72,5	68	45	65,9	64,3
2 jeunes taureaux actuels	48	82	72,5	49	59,8	58,5
	48,5	81	75	48	59,3	60
Vache de Simmenthal . . .	32,5	60,5	57	37	61,2	57

Le classement, en séries moins compréhensives, du matériel d'adultes de Saint-Aubin, donne pour la même largeur:

	45 à 46	47 à 48	49 à 50	51 à 52	53 à 54	55 à 56	57 à 58	59 à 60	61 à 62	63 à 64
Saint-Aubin . .	0	10	21	8	3	3	1	1	0	1

Courbe asymétrique, il y a toutes chances pour qu'au moins les pièces dépassant 54 mm. soient issues de mâles.

LES PHALANGES POSTÉRIEURES

PHALANGES 1 POSTÉRIEURES.

J'ai expliqué comment j'ai séparé les postérieures des antérieures et j'ai déjà montré quelles sont leurs différences statistiques. Comme pour les antérieures j'ai séparé les externes des internes en me basant sur l'angle de torsion. Voici comment se présente la variation: Angle de torsion (nº 16):

	—11 à —10	—9 à —8	—7 à —6	—5 à —4	—3 à —2	—1 à 0	+1 à +2	3 à 4	5 à 6	7 à 8	9 à 10	11 à 12
Externes . . .	1	2	8	12	13	9	—	—	—	—	—	—
Internes	—	—	—	—	—	1	12	11	14	8	0	1

Dans les cas où la valeur de l'angle oscillait de peu autour de zéro, j'ai attribué l'os à l'une ou l'autre série en confrontant d'autres caractères, comme par exemple la rugosité interglénoïdale qui, bien marquée, « signe » une phalange postérieure externe. En comparant avec le graphique de l'étude préliminaire (p. 771), on verra que les phalanges internes subissent dans l'ensemble une torsion nettement inférieure à celle de la race actuelle. Le fait que la torsion des externes paraît assez exactement symétrique de celle des internes me semble indiquer un excellent aplomb de l'arrière-train des vaches palustres. L'angle de torsion moyen des externes est env. — 4° (actuelles, env. — 1°), celui des internes, + 4½° (actuelles + 9°). L'asymétrie signalée dans les phalanges antérieures n'existe en aucune façon dans les postérieures où les phalanges de droite et celles de gauche fournissent exactement les mêmes moyennes.

Je donne encore un tableau récapitulatif des mesures correspondant au tableau 26 des antérieures.

Tableau 48. — *Phalanges 1 postérieures.*

	Angle de torsion	Longueur maxim. externe	Largeur distale	Diamètre ant.-post. externe	Diamètre ant.-post. interne	Diamètre ant.-post. minimum diaphyse	Diamètre cavité glénoïde externe	Diamètre cavité glénoïde interne	Rapport $\frac{7}{2}$	Rapport $\frac{A}{B}$	Rapport $\frac{11}{10}$	Ra po $\frac{1}{1}$
	16 degrés	1 * mm	7 mm	10 mm	11 mm	13 mm	A mm	B mm	%	%	%	
	environ											
St-Aubin:												
externes	—4°	58,3	24	28,5	30,1	15,6	22,9	26,9	40,7	87	107,7	5
internes	+4½	57,4	24,7	29,9	29	15,9	24,8	25,6	42,7	97,1	102,4	5
Actuelles:												
20 externes	—1°	75,5	33,5	40,9	41,5	23,7	31,2	36,8	43,2	84,8	101,6	5
20 internes	+9°	75,1	34,2	41,8	40,7	24,3	34,5	36,5	45,5	94,6	97,2	5

* Même remarque que pour 2, tableau 23.

Les analogies et les différences sont comparables à celles que montrent les moyennes des antérieures. Cependant la correspondance de certains rapports dans les deux races est moins probante. Ainsi, 7 sur 2, indice de largeur, prouve que la phalange postérieure néolithique est plus allongée, relativement, que l'antérieure, toutes deux étant comparées à leurs homologues actuelles. Même observation, peut-être encore plus nette, pour le rapport 4 sur 2 (voir tableau 23). L'écart entre postérieures et antérieures pour cet indice de largeur de l'extrémité proximale est notablement plus marqué à Saint-Aubin. Comme il exprime la minceur relative, on en peut tirer la déduction que les pattes postérieures et peut-être tout l'arrière-train étaient étroits, dans la race palustre, relativement aux pattes et au train antérieurs.

Dans les deux races, le rapport qui peut-être exprime le mieux la gracilité de l'os, du moins le contraste entre l'épaisseur proximale et l'épaisseur minimale, rapport 13 sur 11, varie dans le même sens. Mais on peut constater que, pour cette valeur, la phalange postérieure actuelle correspond exactement à la phalange antérieure de Saint-Aubin. C'est une des raisons qui rendaient le classement malaisé, impossible même sans matériel de comparaison. Pour ce rapport-là, la phalange néolithique antérieure a plus d'analogie avec la postérieure qu'avec l'antérieure actuelle.

Phalange I postérieure. Différences sexuelles.

J'ai procédé comme pour les antérieures, j'ai simplement mis à part les phalanges que leur massivité évidente désignait à mon avis comme masculines. Je ne tiens pas compte pour cela de la grandeur, quoiqu'en général les plus fortes soient en même temps les plus grandes.

Le triage étant achevé, voici comment les pièces se répartissent en fonction de leur largeur articulaire proximale:

	21	22	23	24	25	26	27	28	29
Femelles présumées .	—	4	18	27	22	8	1	—	—
Mâles présumés . . .	—	—	—	—	—	2	6	5	1

Il est très probable qu'il reste encore d'autres mâles dans le groupe le plus nombreux. Telle qu'elle est ici, la proportion, 14 mâles

Tableau 49. — *Phalanges 1 postérieures. Différences sexuelles.*

	Longueur interne	Largeur proximale	Largeur distale	Diamètre condyle externe	Rapport 7/2	Rapport 4/2	Largeur surface articul. proximale	Diamètre cavité glénoïde interne	Rapport D/C
	2 mm	4 mm	7 mm	15 mm	%	%	C mm	D mm	%
St-Aubin, ensemble des phalanges postérieures:									
externes	59,2	26,4	24	19	40,7	44.5	24,5	23,9	98
internes	58,7	26,2	24,7	19,1	42,7	44,5	24,7	29	93,1
St-Aubin, 14 phalanges postérieures de mâles:									
externes	63,5	29,9	27	20,8	42,7	47,1	27,1	26	96
internes	62,8	28,8	27,3	20,8	43,6	46,2	27,3	25,4	93

contre 80 femelles, est deux fois moindre que dans les antérieures Le tableau 49 correspond au tableau 27 des antérieures.

Mêmes conclusions que pour les phalanges antérieures.

Phalanges postérieures de *Bos primigenius* Boj.

Dans toutes les discussions précédentes concernant les phalanges 1, j'ai laissé de côté pour les considérer à part, cinq os dont trois complets et deux fendus en long, que leur taille et leurs proportions interdisent de rapporter à la race lacustre. Ce sont les seuls jusqu'à présent à qui la qualification de Grand Bos s'applique sans conteste si l'on entend par là une espèce différente du reste des ossements. Je peux affirmer que ce sont 5 phalanges postérieures de femelles. Leur longueur, nº 2, mesurable sur 4 pièces, atteint resp. 76 mm., 76,5 mm., 78,5 mm. et (81) mm. Kuhn (1932) attribue à l'Aurochs les trois plus grandes phalanges d'Ossingen, considérant comme race domestiquée trois autres pièces un peu plus petites.

Kuhn a bien voulu me confier ce matériel que j'ai comparé au mien. Comme je mesure la longueur maximale interne —

et non pas dans l'axe de l'os —, j'obtiens pour les trois plus grandes phalanges d'Ossingen 81,5 mm., 82 mm. et 83 mm. D'après leur allure, ce sont des phalanges postérieures de mâles. Quant aux trois intermédiaires, j'estime que la première (selon ma mesure, 67,5 mm.) est un fort mâle de race *brachyceros*, son indice de largeur proximale, 4 sur 2, atteint 46,5.

La deuxième est une phalange postérieure d'un individu femelle, longueur maximale 74,5 mm., indice 40,9. La troisième, un fragment dont je ne peux évaluer la longueur dans son état actuel équivaut à la deuxième comme allure. Ces deux-là, pour moi, sont des vaches Aurochs sauvages, probablement assez jeunes.

Voici les moyennes des principales mesures des quatre phalanges postérieures de femelles d'Aurochs.

TABLEAU 50. — *Phalanges 1 postérieures de* B. *primigenius* Boj.

	Longueur externe	Longueur interne	Largeur proximale	Diamètre ant.-post. externe	Diamètre ant.-post. interne	Diamètre cavité glénoïde externe	Diamètre cavité glénoïde interne	Largeur surface articul. proximale	Diamètre cav. glén. sans facette	Rapport 4/2	Rapport 11/10	Rapport D/C
	1 mm	2 mm	4 mm	10 mm	11 mm	A mm	B mm	C mm	D mm	%	%	%
Bos primigenius, 4 pièces	76,7	78	35,8	36,4	38	30,5	34	32,6	28,9	45,9	101,9	88,1
Vache de Simmenthal	70,5	72,5	32	38,5	37,5	29,5	34	29	27	44,1	97,4	93,1

Ces pièces dépassent largement les dimensions de longueur de la vache-témoin. Or cette vache, de race Simmenthal, a été achetée en 1900 à l'Ecole d'agriculture de Lausanne. Elle représente un échantillon intéressant du type tel qu'on l'élevait, comme modèle, il y a 50 ans. Depuis lors, la race a considérablement augmenté de taille par l'effet d'un demi-siècle de sélection dirigée en partie dans ce sens. Il est permis d'admettre que notre race actuelle a au moins rejoint la taille de l'espèce sauvage *B. primigenius*. Par contre, il me paraît peu probable que les néolithiques aient élevé, d'emblée, une race domestiquée d'une telle corpulence. Ces considérations mettent sérieusement en question l'existence

d'une race *primigenius* dans les stations lacustres en général, dans les plus anciennes, en tout cas. A Saint-Aubin, une telle race n'existe pas.

La confrontation des mesures de ces vaches Aurochs avec les moyennes des vaches actuelles (étude préliminaire, p. 766 et 772) montre que l'espèce sauvage primitive était légèrement plus svelte que la race actuelle et peut-être un peu plus grande. Cette observation, valable pour la première phalange postérieure, s'étendrait peut-être à tout l'arrière-train si l'on admet l'attribution à *B. primigenius* d'un étroit fragment de tibia (p. 520).

Phalanges 2 postérieures.

Plus encore que pour les antérieures, la difficulté est grande de distinguer les externes des internes et je donne mon classement comme approximatif. Je me contente de produire le tableau 51, correspondant au tableau 30 des antérieures.

Tableau 51. — *Phalanges 2 postérieures.*

	Longueur externe	Largeur proximale	Largeur diaphyse	Largeur cavité glénoïde externe	Largeur cavité glénoïde interne	Diamètre ant.-post. condyle interne	Rapport $\frac{4}{2}$	Rapport $\frac{B}{A}$	Rapport $\frac{14}{C}$
	1 mm	4 mm	6 mm	A mm	B mm	14 mm	%	%	%
Saint-Aubin:									
40 externes	38,9	26,3	20,9	14,3	12,2	20,4	71,7	82,6	76,8
36 internes	39,3	25,5	20,5	11,7	11,7	20,4	71,2	82	77,6
Actuelles:									
23 externes	41,4	35	27,7	17,8	15,3	27	74	86,4	76,7
20 internes	40,6	35,3	27,8	18,7	15.3	26,9	75,2	81,9	73,7

Comme différences sexuelles, je ne trouve guère qu'une différence de volume général, qui caractérise un certain nombre de pièces. Ce n'est que par analogie que je les attribue à des mâles, car leur aspect relativement étroit les ferait plutôt attribuer à des femelles de grande taille pour du *brachyceros*. Cependant, le

tableau 52 montre que leurs moyennes se comportent bien comme celles antérieures. Seulement leur nombre est insuffisant pour établir des moyennes valables.

Tableau 52. — *Phalanges 2 postérieures. Différences sexuelles.*

	Longueur interne	Largeur proximale	Diamètre ant.-post. externe	Diamètre ant.-post. interne	Diamètre ant.-post. condyle ext.	Hauteur entre surface articul.	Rapport 4/2	Rapport C/4
	2 mm	4 mm	10 mm	11 mm	C mm	H mm	%	%
Saint-Aubin, ensemble des phalanges:								
externes	36,6	26,3	29,2	26,8	26,6	31,3	71,7	85,2
internes	36,8	25,5	29,3	26,8	26,4	31,7	71,2	84,3
St-Aubin, 6 mâles présumés:								
2 externes	42,3	31,5	35,8	31,8	32,8	37,3	74,6	87,9
4 internes	42,1	30,8	34,3	30,9	31,1	37,1	73	83,8

Phalange 2 postérieure de *Bos primigenius* Boj.

Cette deuxième phalange, par sa taille, mérite d'être sortie du lot, elle n'est d'ailleurs pas bien considérable. Je la regarde comme une postérieure externe de jeune vache sauvage. On pourrait évidemment l'attribuer à une vache domestiquée de grande taille. Ses principales dimensions sont: longueur externe 50 mm., longueur interne 47 mm., largeur proximale 33 mm., largeur de la diaphyse 25,5 mm., largeur distale 28 mm. En comparant avec les moyennes des mâles présumés, on voit que pour des longueurs bien supérieures elle a des largeurs notablement moindres, indice de largeur (4 sur 2) = 70,2%, comme les femelles de Saint-Aubin et moins que les mâles.

Du matériel d'Ossingen que m'a confié Kuhn, la plus grosse pièce est une antérieure de mâle *primigenius*, tout à fait comparable à celle d'un mâle actuel, les autres sont des phalanges de femelles dont une antérieure et trois postérieures. La plus grande est tout à fait comparable à celle de *B. primigenius* dont il est question ci-dessus. Le reste se rattache sans conteste à la race

palustre. Les deux intermédiaires (long. 44 mm.) sont à mon avis des mâles *brachyceros*.

Phalanges 3 postérieures.

J'ai déjà fourni les mesures essentielles par comparaison avec les antérieures. Il me reste seulement à donner une idée de leur variabilité, par exemple pour la longueur totale.

Longueur (n° 1) des phalanges 3 postérieures.

49 à 50	51 à 52	53 à 54	55 à 56	57 à 58	59 à 60	61 à 62	63 à 64	65 à 66	67 à 68	69 à 70	71 à 72	73 à 74
1	2	0	9	6	7	7	5	4	1	2	1	0

Comme dans la série des antérieures, on aperçoit un indice de la différence entre externes (ici mode à 55-56 mm.) et internes (env. 60-61 mm.), avec un écart de même ordre de grandeur que pour les antérieures. Le rapport des longueurs de surfaces articulaires dont la moyenne vaut 74,3% dans les antérieures atteint, pour les postérieures, 78,2%. Voici sa variation comparée à celle du bétail actuel.

Rapport des longueurs des surfaces articulaires.

	63 à 64	65 à 66	67 à 68	69 à 70	71 à 72	73 à 74	75 à 76	77 à 78	79 à 80	81 à 82	83 à 84	85 à 86	87 à 88
Saint-Aubin	—	—	—	1	—	7	4	14	11	4	2	0	2
Actuelles	—	—	—	—	1	4	8	4	13	6	3	—	—

En comparant avec la série p. 517, on voit que l'écart entre antérieures et postérieures est bien moindre à Saint-Aubin qu'actuellement.

Phalanges 3. Différences sexuelles.

Même observation que pour les antérieures.

Phalange 3 de *Bos primigenius* Boj.

Il me reste pour terminer à donner les mesures de six phalanges 3 que j'attribue à l'Aurochs sauvage. Ce sont quatre phalanges antérieures dont une externe et deux postérieures internes. Leur taille

et leur allure me les fait considérer comme femelles. Le tableau 53 donne leurs moyennes.

TABLEAU 53. — *Phalanges 3 de Bos primigenius Boj.*

	Longueur totale	Longueur sauf talon	Longueur dorsale	Longueur partie articulaire	Hauteur	Rapport 2/1	Rapport F/2	Rapport 8/1	Rapport 8/E
	1 mm	E mm	2 mm	F mm	8 mm	%	%	%	%
4 antérieures	81.4	77,3	59,8	47,4	38,1	72,4	80.6	46.9	48.8
2 postérieures .	79	77,8	61,5	45,5	39,3	79,4	72,8	44,8	50,5

Malgré le peu de matériel, la comparaison avec le Bœuf palustre (tableau 32) et la Vache actuelle (étude préliminaire, p. 744) est instructive. On constate que si le rapport 2 sur 1 chez l'Aurochs paraît presque identique à celui du bétail actuel, le rapport F sur 2 est au contraire plus rapproché de celui de Saint-Aubin. Cela vient de ce que la hauteur de l'os de *primigenius* est relative-

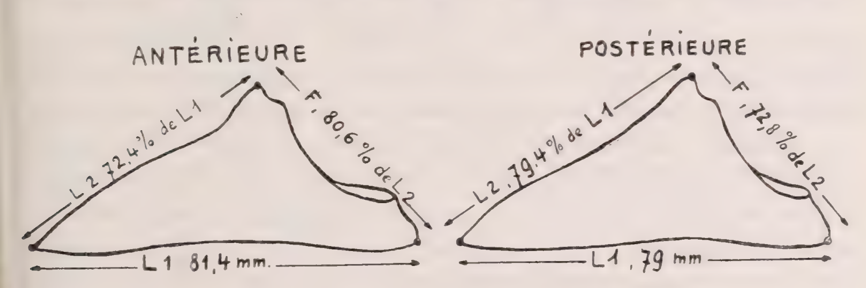


FIG. 12. — *Troisièmes phalanges.*
Schémas des phalanges de *Bos primigenius*, à la même échelle que dans la fig. 8.

ment faible (rapport 8 sur 1), en sorte qu'en définitive la phalange est basse et relativement fort allongée dans sa partie antérieure.

Bos primigenius paraît avoir été très nettement bas-jointé, avec des sabots allongés sur le sol, relativement plus plats encore que ceux de la petite vache palustre. L'angle de la pointe des phalanges mesure, en effet, 35° sur le schéma des antérieures et 35° ½ dans les postérieures. Comparer la figure 12 avec la figure 8.

Quant aux dimensions absolues, l'Aurochs dépasse quelque peu notre bétail actuel. Du matériel d'Ossingen, j'estime que le n° 1 est du *Bos primigenius* et je l'attribue à un mâle; par comparaison avec le matériel de Saint-Aubin, j'estime que le n° 2 est aussi du *primigenius*, mais femelle. Le reste ne sort pas de l'amplitude de variation de la race *brachyceros*.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

La couche profonde de Saint-Aubin (Port-Conty, couche IV) ne contient comme Bovidés que *B. t. brachyceros*, en grande quantité, et quelques rares restes de l'espèce sauvage *Bos primigenius* Boj. La plupart des grands Bos remarqués par L. Reverdin, qui se distinguent, en effet, par leur massivité, doivent être attribués à des mâles de la race des tourbières. Il résulte des mensurations nombreuses et des rapports calculés que les sexes dans la petite race néolithique différaient beaucoup moins qu'actuellement. Il est aussi probable que la différence sexuelle chez l'Aurochs a été sous-estimée par les auteurs qui ont admis l'existence d'une race domestiquée de grande taille dans les palafittes, race *primigenius* des auteurs. A Saint-Aubin, en tout cas, toutes les pièces qu'on pourrait qualifier d'intermédiaires proviennent soit de mâles *brachyceros*, elles sont alors surtout massives, soit de femelles *primigenius* sauvages, et dans ce cas se distinguent par leur forte taille. Ces restes de *Bos primigenius* dépassent à peine les dimensions moyennes de notre bétail actuel. Une preuve est fournie que notre *Bos t. domesticus*, de race Simmenthal, a considérablement augmenté dans toutes ses proportions, par l'effet de la sélection, depuis 50 ans, en sorte qu'il a rejoint la taille de l'espèce sauvage néolithique. L'opinion est émise que, dans les stations moins anciennes que Saint-Aubin, une évolution analogue ait pu se produire. En conclusion, il n'y a pas de raison d'admettre la présence d'un *Bos taurus primigenius* dans le néolithique ancien de Saint-Aubin.

BIBLIOGRAPHIE

1930. Beck, P., Rytz, W., Stehlin, H.-G. und Tschumi. *Der neolithische Pfahlbau Thun*, Mitteil. der Naturf. Gesellschaft Bern, p. 1.

1897. David, A., *Beiträge zur Kenntnis der Abstammung des Hausrindes, gegründet auf die Untersuchungen der Knochenfragmente aus den Pfahlbauten des Bielersees.* Landw. Jahrb.Schweiz, 11 Bd.

1946. Dottrens, E., *Détermination des phalanges osseuses de Bos taurus dom.* C. R. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève, fol. 63, p. 46.

1946. Dottrens, E., Voir Revilliod et Dottrens, E.

1904. Duerst, J. U., *Die Tierwelt der Ansiedlungen am Schossberg zu Burg a. d. Spree.* Arch. f. Anthrop., N. F., Bd. II.

1925. —— *Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern* in *Handb. der biol. Arbeitsmethoden* von Abderhalden, Abt. VII, Berlin und Wien.

1926. —— *Das Horn der Cavicornia*, Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Gesellschaft, Bd. LXIII.

1932. Ellenberg und Baum, *Handbuch d. Anat. d. Haustiere*, Berlin.

1920. Hescheler, K. *Beiträge zur Kenntnis der Pfahlbautenfauna des Neolithikums (Die Fauna der Pfahlbauten im Wauwylersee)*, Vierteljährschr. Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. LXV.

1942. Hescheler, K. und Rüeger, J., *Die Reste der Haustiere aus den neolithischen Pfahlbaudörfern Egolzwil 2 (Wauwilersee, Kt. Luzern) und Seematte-Gelfingen (Baldeggersee, Kt. Luzern)*, Vierteljahrsch. Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. LXXXVII.

1919. Keller, C. *Geschichte der Schweiz. Haustierwelt*, Frauenfeld.

1932. Kuhn, E., *Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna der Schweiz seit dem Neolithikum* (Thèse). Revue suisse de Zool., t. 39.

1935. —— *Die Fauna des Pfahlbaues Obermeilen am Zürichsee.* Vierteljahrschr. d. Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. LXXX.

1921. Pittard, E. et Reverdin, L., *A propos de la domestication des animaux dans la période néolithique.* Arch. suisses d'Anthrop. générale, t. IV, p. 259.

1921. Reverdin, L., *La faune néolithique de la station de Saint-Aubin (Port Conty, lac de Neuchâtel)*, Arch. suisses d'Anthrop. générale, t. IV, p. 251.

1921. —— *A propos de la faune néolithique de Saint-Aubin.* Actes S. H. S. N., Schaffhouse, p. 188.

1923. — *Nouvelles contributions à l'étude de la faune des stations néolithiques lacustres*, Actes S. H. S. N., Zermatt, p. 194.

1927. —— *Etude de la faune néolithique du niveau inférieur de Saint-Aubin*, Actes S. H. S. N., Bâle, p. 214.

1928. Reverdin, L., *Sur la faune du néolithique ancien et moyen des stations lacustres*, Arch. suisses d'Anthrop. générale, t. V, p. 41.

1930. —— *La faune néolithique de la station de Port-Conty (Saint-Aubin, Neuchâtel) d'après le matériel recueilli de 1928 à 1930*, C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, t. 47, p. 85.

1926. Revilliod, P., *Sur les animaux domestiques de la Station de l'époque de la Tène de Genève et sur le bœuf brachycéphale de l'époque romaine*, Arch. Sc. Phys. et Nat., Genève, vol. 8.

1946. Revilliod, P. et Dottrens, E., *La faune néolithique de la couche profonde de Saint-Aubin*. I. *Etude préliminaire: Les phalanges osseuses de Bos taurus domesticus*, Rev. suisse de Zool., t. 53, p. 739.

1861. Rütimeyer, L., *Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz*, Basel.

1930. Stehlin, H. G. Voir Beck, P., Rytz, W., Stehlin, H. G. und Tchumi, O.

1883. Studer, Th., *Die Tierwelt in der Pfahlbauten des Bielersees*, Mitteil. der Naturf. Gesellschaft, Bern.

1924. Wettstein, E., *Die Tierreste aus dem Pfahlbau am Alpenquai in Zürich*, Vierteljahrschr. Naturf. Ges. Zürich, LXIX.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 545
Tome 54, nº 23. — Août 1947.

Musée zoologique de Lausanne.

Notes sur la collection de Plécoptères du Muséum d'Histoire naturelle de Genève (Coll. Pictet).

par

Jacques AUBERT

Avec une figure dans le texte.

La monographie des Perlariés que François-Jules Pictet publia en 1842, dans son « Histoire naturelle, générale et particulière des Insectes Névroptères » est le premier ouvrage important, traitant des *Plécoptères*. En effet, dans ce travail, le savant genevois décrit une centaine d'espèces, dont 37 pour la Suisse.

Parmi ces dernières, il a bien reconnu la plupart des grandes formes appartenant aux *Perlodidae* et aux *Perlidae*; il a su distinguer un bon nombre de *Chloroperlidae*, de *Taeniopterygidae* et de *Capniidae*; mais les moyens de son époque ne lui permettaient pas de reconnaître la plupart des *Nemuridae* et des *Leuctridae*.

Plusieurs espèces décrites par Pictet n'ont pas été retrouvées depuis et sont tombées dans l'oubli ou en synonymie.

Que sont les *Isoperla rufescens* Steph. et *venosa* Steph. telles que les concevait Pictet ? Que sont les *Brachyptera monilicornis* Pict., les *Leuctra brunnea* Pict., *augusta* Pict. et *flavicornis* Pict. ? Les *Nemura meyeri* Pict., *nitida* Pict., *marginata* Pict. et *lateralis* Pict. correspondent-elles à celles de Ris (1902) ?

Que sont aussi les *Leuctra cylindrica* de G., *fusciventris* Steph., *nigra* Ol., les *Nemura cinerea* Ol. et *variegata* Ol. ? Ces dernières espèces, telles qu'elles ont été décrites par Pictet correspondent-elles d'une part aux descriptions originales et d'autre part aux diagnoses plus récentes de Morton, Kempny et Ris ?

J'ai supposé que la collection du Musée de Genève permettrait de répondre à ces questions du fait qu'elle était sensée contenir les restes du matériel qui servit en 1842 à F.-J. Pictet. Grâce à l'amabilité du Dr H. Gisin, que je remercie vivement, j'ai pu étudier cette collection et faire toutes les préparations microscopiques nécessaires.

Comme je l'ai déjà dit en 1946 (page 8), des Insectes acquis plus récemment par le Musée de Genève ont reçu les mêmes étiquettes « Coll. Pict. » ou « Anc. Coll. » que les exemplaires originaux de Pictet. C'est en particulier le cas pour ceux récoltés en 1859 par Edouard Pictet, fils de François-Jules, lors de son voyage en Espagne. Une preuve irréfutable nous est donnée par l'unique exemplaire de *Perla (Marthamea) selysi* Pict. que j'ai vue au Musée de Genève et qui portait quatre étiquettes; une première indiquant: Coll. Pict., Belgique; une seconde: *Perla selysi*, Madrid (ce dernier mot, fortement effacé par le temps, partiellement amputé par un coup de ciseaux, est presque illisible); une troisième: *Perla selysi*, et une quatrième, de papier rouge, portait la mention: « Typus des. by W. Ricker ».

Or voici ce que dit Edouard Pictet (1865):

« Cette espèce m'a été communiquée par M. Perez Arcas comme provenant des environs de Madrid.

» Je n'ai pas pu comparer cette espèce avec celle qui a été communiquée autrefois par M. de Selys-Longchamps à mon père, et qui a servi de type pour la description et la planche de *P. selysi*, dans la monographie des Perlides, attendu que cet individu a été perdu; mais ces caractères me semblent suffisamment conformes à ceux qui sont indiqués dans cet ouvrage pour que je n'hésite pas à la considérer comme identique. »

La *Perla* que W.-E. Ricker a vue est celle d'Edouard Pictet, d'origine madrilène, et non celle de son père, François-Jules, de provenance belge. W.-E. Ricker, qui ne connaissait pas le travail de Pictet fils, a vu la première étiquette, épinglée par erreur, n'a pas remarqué le mot « Madrid » sur la seconde et a cru sincèrement qu'il s'agissait de l'exemplaire original. Il m'a paru judicieux, afin d'éviter toute confusion ultérieure, de supprimer la première et la quatrième étiquette.

W.-E. Ricker a encore désigné, au moyen d'étiquettes rouges, des types pour les espèces suivantes (parfois plusieurs exemplaires

pour la même espèce): *Perla bipunctata* Pict. (Suisse), *Perla ferreri* Pict. (Italie), *Togoperla limbata* Pict. (Japon), *Neoperla annularis* Pict. (Brésil), *Brachyptera monilicornis* Pict. (Genève, Arve), *Gripopteryx cancellata* Pict. (Brésil) et *Nemura meyeri* Pict. (Suisse). En 1938, dans une « Note on specimens of American Plecoptera in Europeans Collections », qui résume des études faites au cours d'un voyage entrepris en 1935 et 1936, W.-E. Ricker ne parle pas de ces types. Je lui ai demandé son avis et voici ce qu'il m'a très aimablement répondu: « ... I concluded that the specimen in question was in all probability the one which Pictet had before him when he made his description. » A l'exception de *Perla selysi*, son point de vue est identique au mien. J'ai toutefois laissé ses étiquettes rouges, qui n'ont pas un caractère officiel et je me suis abstenu de choisir des lectotypes.

J'ai déjà exposé quelques résultats de cette étude en 1946 dans « Les Plécoptères de la Suisse romande ». Le but de la présente note est de signaler quelques observations qui n'entraient pas dans le cadre de cet ouvrage ou qui m'avaient alors échappé, de montrer pourquoi il est impossible de répondre à toutes les questions que je me suis posées en analysant la monographie de F.-J. Pictet. J'ai aussi ajouté quelques remarques intéressantes sur des spécimens du Musée de Genève qui ne proviennent pas de la Collection Pictet.

Isogenus (Dictyogenus) alpinus Pictet.

Le Musée de Genève possède seize exemplaires provenant des localités suivantes: Alpes: Zinal, Mattmark, Andermatt, Bernina; Jura: Lägern. Cette dernière localité montre que, dans le nord de la Suisse, *Isogenus alpinus* n'a pas une répartition aussi strictement alpine qu'en Suisse romande.

Perla abdominalis Burmeister.

J'ai vu trois mâles. L'un provient d'Allemagne (Saxe), le second de Zurich et le troisième des bords de l'Arve, près de Genève. Il est intéressant de noter cette dernière indication pour une espèce rare en Suisse romande et dont je ne connaissais jusqu'ici qu'une capture dans la partie suisse du bassin du Rhône (Aubert 1946).

Perla madritensis Rambur.

Le Musée de Genève possède encore les trois exemplaires capturés par EDOUARD PICTET près de Granjas (Espagne), en 1859, puis examinés par ALBARDA en 1889. Cette espèce, décrite par RAMBUR en 1842, fut confondue avec *Perla marginata* par ALBARDA. En 1923, KLAPALEK admet l'existence de *Perla madritensis*. Les individus du Musée de Genève correspondent aussi bien à la description de Rambur qu'à celle de KLAPALEK. Cette constatation permet d'admettre, avec ce dernier auteur, l'authenticité de *Perla madritensis* qui se rapproche d'ailleurs plus de *Perla maxima* Scop que de *Perla marginata* Panz.

Perla (Agnetina) ferreri Pictet.

Cette espèce est représentée par deux individus, un mâle et une femelle, d'origine italienne. Il s'agit probablement de ceux qui ont servi à F.-J. PICTET pour sa description originale. Le mâle est en mauvais état, mais l'extrémité de son abdomen, intacte, permet d'en donner un dessin (fig. 1). Bien que ne connaissant que des femelles, KLAPALEK créa en 1907, pour *Perla ferreri* Pict. et quatre autres espèces paléarctiques, le sous-genre *Agnetina*. Par la forme des lobes supra-anaux et du triangle ocellaire, par la présence de nervures transverses dans le champ médian de l'aile postérieure, les deux exemplaires du Musée de Genève montrent une étroite affinité avec les *Perla* du sous-genre *Dinocras*. De plus amples renseignements sur *Perla ferreri*, en particulier la découverte de sa larve et l'étude de sa formule chromosomiale permettront d'établir si le sous-genre *Agnetina* est réellement fondé.

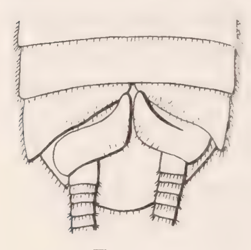


FIG. 1.
Perla ferreri Pict. Extrémité de l'abdomen du ♂, face dorsale.

Isoperla rufescens Steph. et *Isoperla venosa* Steph.

Toutes les *Isoperla* déterminées comme *rufescens* provenant de Genève (Arve), de Berthoud (Grande Emme) et de Lugano sont des *grammatica* Scop. Dans tous les cas examinés, le titillateur du mâle est identique à celui de la forme typique de *grammatica* (DESPAX 1936). Quant aux *Isoperla* déterminées comme *venosa*,

ce sont soit des *grammatica* Scop., soit des *griseipennis* Pict., capturées à Genève (Arve). La *venosa* de KLAPALEK (1909) et celle de SCHOENEMUND (1927) sont probablement aussi des *griseipennis*: seul MORTON (1913) aurait reconnu la vraie *venosa* de STEPHENS qui n'habiterait que l'Angleterre.

Isoperla viridinervis E. Pictet et *Isoperla barnolai* Navas.

J'ai examiné deux mâles trouvés par NAVAS à San Juan del Erm (Province de Lerida, Espagne) et déterminés par lui comme étant des *Isoperla barnolai*. La plaque ventrale et le titillateur correspondent à la description que DESPAX donne en 1936 d'*Isoperla viridinervis* E. Pictet. Ces deux mâles ont des ailes très courtes, ne dépassant pas le quatrième tergite abdominal.

Isoperla barnolai n'est-elle qu'une forme de *viridinervis* à brachyptérie particulièrement accusée comme le suppose DESPAX (1936) ? *Isoperla viridinervis* serait alors un Plécoptère à microptérisme variable, comme *Isogenus fontium* Ris (AUBERT 1945). Ou bien s'agit-il au contraire de deux espèces distinctes, comme *Perla cephalotes* Curt. et *Perla baetica* Ramb., présentant des différences de coloration constantes, tant chez la larve que chez l'adulte ? Le fait que les ailes sont très variables chez les mâles de *viridinervis* étudiés par DESPAX rendent la première hypothèse des plus vraisemblables. Il faudrait toutefois comparer du matériel frais pour se faire une opinion définitive.

Brachyptera monilicornis Pict. et *Brachyptera monilicornis* var. *kempnyi* Klapalek.

Le Musée de Genève possède encore les deux *Brachyptera monilicornis* décrits par PICTET en 1842. De l'un deux ne subsiste que quelques fragments, l'autre est un mâle en bon état. Son armature génitale, dont j'ai fait une préparation microscopique, est identique à celle de *Brachyptera kempnyi* décrit par KLAPALEK en 1901. *Brachyptera monilicornis* ne se distingue de ce dernier que par ses ailes hyalines, différence trop minime pour admettre deux espèces distinctes, mais suffisante pour considérer *kempnyi* comme une variété de *monilicornis*. Il se peut que le *monilicornis* typique, connu des bords de l'Arve seulement, soit une forme de grande rivière, tandis que la variété *kempnyi* habiterait des cours d'eau plus variés.

Il faudra toutefois attendre de nouvelles captures pour vérifier le bien-fondé de cette hypothèse.

Si, en 1946 (page 29), je n'ai pas admis l'identité spécifique de ces deux formes, c'est parce que j'avais observé des différences dans leurs armatures génitales, en particulier dans la structure de l'appendice basal du cerque. J'avais comparé la préparation de *monilicornis* à un *kempnyi* conservé en alcool. Depuis je l'ai comparée avec des armatures de *kempnyi*, préparées de la même manière, et j'ai pu me convaincre de leur identité. Vésiculeux, faiblement chitinisé, chez le *Brachyptera kempnyi* vivant ou conservé dans l'alcool, l'appendice basal du cerque se plisse, se recourbe en crochet et change d'orientation par traitement à la potasse de l'animal desséché.

Je crois donc utile d'attirer l'attention sur le fait que l'action de la potasse modifie parfois la forme d'organes utilisés pour la détermination. Je n'ai par contre pas eu l'occasion d'observer des différences appréciables dues à cet agent chez les *Leuctra* ou chez les *Nemura* dont les parties caractéristiques (Appendices tergaux ou armatures génitales) sont fortement chitinisées.

Leuctridae.

Parmi les *Leuctra* du Musée de Genève, trois individus déterminés comme *brunnea* Pict. et *flaviventris* Pict. étaient en réalité des *albida* Kmp. Sous le nom de *Leuctra nigra*, il y avait vingt et un spécimens que j'ai identifié comme suit: 1 *mortoni* Kmp., 4 *fusciventris* Steph., 2 *albida* Kmp., 1 *teriolensis* Kmp., 9 *moselyi* Mort., 1 *Nemura picteti* Klap. et 3 *Leuctra nigra* (Ol.) Morton. Les *Leuctra cylindrica* de Geer et *fusciventris* Steph. étaient relativement mieux déterminées: sur 17 *cylindrica*, il y avait douze exemplaires de cette espèce, 3 *cincta* Mort., et 2 *mortoni* Kmp.; parmi 9 *fusciventris*, cinq spécimens correctement déterminés étaient accompagnés de 2 *mortoni* Kmp., d'une *hippopus* Kmp., d'une *signifera* Kmp., et d'une *Nemura variegata* Ol.

Ces exemples, de même que les descriptions de Pictet, montrent que cet auteur n'avait pas su distinguer les *Leuctra*, à l'exception peut-être de *cylindrica* de Geer, si caractéristique, et de *fusciventris* Steph. Laissons donc *brunnea* et *flaviventris* dans l'oubli où elles étaient tombées.

Nemuridae.

Sous chacune des étiquettes de *marginata*, *lateralis*, *nitida*, *humeralis* et *inconspicua*, j'ai trouvé un mélange de *Nemura brevistyla* Ris, *marginata* (au sens de Ris), *sinuata* Ris, *mortoni* Ris, *picteti* Klp, *variegata* Ol., *cinerea* (Ol.) Morton. C'est dire que Pictet a confondu ces espèces à un tel point qu'on ne peut se fonder ni sur ses diagnoses ni sur sa collection pour les définir. Il faut donc les admettre telles qu'elles ont été adoptées par Ris en 1902 et les désigner de la manière suivante: *Nemura marginata* (Pict.) Ris, *Nemura lateralis* (Pict.) Ris, *Nemura nitida* (Pict.) Ris. Les *Nemura inconspicua* Pict. et *humeralis* Pict. doivent être abandonnées définitivement. Rien ne prouve qu'elles soient identiques à *picteti* Klp. et à *intricata* Ris.

Par contre la *Nemura meyeri* de Ris est bien identique à celle de Pictet. Presque tous les individus du Musée de Genève (dont plusieurs ont été proposés comme types par W.-E. Ricker) correspondent bien à la diagnose de Ris. L'aspect bigarré et la nervure radiale sinueuse de *N. meyeri* avaient frappé Pictet.

Enfin l'entomologiste genevois a bien reconnu *N. variegata* Ol. au prothorax chagriné et mat et a peut-être décrit sous le nom de *cinerea* Ol. la *brevistyla* de Ris (voir Pictet 1832).

BIBLIOGRAPHIE

1889. Albarda, H., *Notes sur les Perlides décrites par le Dr Rambur.* Ann. Soc. Ent. Belgique, 33, p. 37-49.

1945. Aubert, J., *Le microptérisme chez les Plécoptères (Perlariés).* Rev. suisse Zool., 52, p. 395-399.

1946. — *Les Plécoptères de la Suisse romande*, Mitt. Schweiz. ent. Ges., 20, p. 7-128.

1936. Despax, R., *Contribution à l'étude du genre Chloroperla (Isoperla) Banks*, Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 69, p. 337-398.

1898. Kempny, P., *Zur Kenntnis der Plekopteren II. Neue und ungenügend bekannte Leuctra-Arten* I., Verh. k. k. Zool. Bot. Ges., Wien, 48, p. 37-68.

1907. Klapalek, F., *Die europäischen Arten der Gattung Perla (Geoffr.).* Bull. intern. Acad. Sc. Franz. Jos. Bohême, Prague, 12, p. 117.

1909. —— *Plecoptera.* F. Brauer's „Die Süsswasserfauna Deutschlands", Heft 8, p. 33-95.

1923. —— *Perlidae.* Coll. zool. Selys-Longchamps, Bruxelles.

1913. Morton, K. J., *Addition to the list of British Plecoptera: re-instatement of Chloroperla venosa Steph.* The Entomologist, 66, nº 598, p. 75.
1832. Pictet, F.-J., *Mémoires sur les larves des Némoures*, Ann. Soc. Nat., 26, p. 369-391.
1842. —— *Histoire générale et particulière des Insectes Névroptères. Première monographie. Famille des Perlides.* Genève.
1865. Pictet, Ed., *Névroptères d'Espagne.* Genève.
1842. Rambur, M.-P., *Histoire des Insectes Névroptères*, Paris.
1938. Ricker, W. E., *Notes on Specimen of American Plecoptera in European Collections*, Trans. roy. Can. Inst., Toronto, 22, p. 129-156.
1902. Ris, F., *Die Schweizerischen Arten der Perlidengattung Nemura*, Mitt. Schweiz. ent. Ges., 10, p. 378-405,
1925. Schoenemund, E., *Plecoptera.* P. Brohmer's ,,Tierwelt Mitteleuropas", IV. Band, 2. Lief.
1835. Stephens, F., *Illustrations of British Entomology*, 6.

Tome 54, nº 24 — Décembre 1947.

Surrénale et masculinisation par l'urine de femme enceinte (U.F.E.)[1]

par

W. TAILLARD et R. VEYRAT

Avec 10 figures dans le texte.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

En 1932, Guyénot, Ponse et Wietrzykowska (1932) découvrirent que le prolan d'urine de femme enceinte, donné à dose suffisante, masculinise le clitoris du cobaye. Ils observèrent une croissance de l'organe, sur lequel apparaissent deux crochets péniformes et des odontoïdes cornés; d'autre part, le psychisme de la femelle devient nettement masculin.

[1] Travail exécuté et publié grâce à une subvention de la « Donation G. et A. Claraz ».

Ces résultats furent confirmés par Papanicolaou et Falk (1934 et 1938), puis par Morato-Manaro (1938-1940 *a* et *b*) chez le cobaye, et par Bradbury et Gaensbauer (1939), puis par Burrill et Greene (1939 *a* et *b*) chez la rate.

L'ovaire de tous les animaux ainsi traités est fortement lutéinisé et pseudolutéinisé [1]; les auteurs établissent une relation de cause à effet entre cette lutéinisation et la masculinisation: l'ovaire se lutéinise sous l'action de l'U.F.E. et les corps jaunes ou faux corps jaunes ainsi formés sécrèteraient une hormone masculinisante, vraisemblablement la progestérone. En faveur d'une telle interprétation, on relève les faits suivants:

a) L'U.F.E. ne masculinise pas les femelles ovariectomisées, mais il suffit de greffer un ovaire dans le rein pour voir apparaître la masculinisation, accompagnée de la lutéinisation de l'ovaire. Ce dernier est donc indispensable à l'apparition de la réaction.

b) L'U.F.E. ne masculinise pas les mâles castrés (Nally-Porte 1940; Papanicolaou et Falk 1934).

c) Une lutéinisation provoquée par les rayons X masculinise au même titre que celle due à l'U.F.E. (Steinach et Kun 1936).

d) L'extrait de corps jaunes masculinise la femelle du cobaye et le rat mâle castré (Steinach et Kun 1936).

e) Les femelles de cobaye qui ont eu de nombreuses portées, présentent fréquemment un clitoris du type péniforme, semblable à celui des femelles masculinisées par l'U.F.E. (Guyénot et Wietrzykowska 1935, Guyénot et Naville-Trolliet 1936).

Il semble donc bien que l'ovaire lutéinisé soit un chaînon indispensable au déclenchement d'une masculinisation par l'U.F.E. Cependant il reste encore quelques doutes sur le rôle masculinisant

[1] A dose moyenne, sur femelle ayant des follicules proches de la maturité: le traitement fait apparaître des corps jaunes plus ou moins typiques (corps jaunes vrais et méroxanthosomes). De plus, à forte dose, les follicules moyens subissent une atrésie produisant la dégénérescence des ovocytes et de la granuleuse avec une hypertrophie caractéristique de la thèque interne. Avec les très fortes doses, ce processus devient prédominant: l'ovaire n'est plus qu'une masse de faux corps jaunes hypertrophiés (hépatisation).

de la cellule lutéinique ou pseudolutéinique, et l'on peut être tenté d'attribuer à un autre mécanisme l'action androgène de l'U.F.E. Pour cela, on peut se baser sur les faits suivants:

a) L'U.F.E. ne masculinise jamais un mâle castré porteur d'une greffe ovarienne (Nally-Porte 1940), bien que cette greffe soit lutéinisée.

b) Lampton et Miller (1940), Hill (1937 *a*, 1937 *b*, 1938, 1940, 1941) et Pfeiffer (1936) qui ont étudié l'action masculinisante de l'ovaire greffé dans l'oreille de la souris, ont constaté chez quelques-uns de leurs animaux une absence totale de masculinisation, malgré la lutéinisation de l'ovaire greffé.

c) La progestérone pure n'a pas d'action masculinisante (Courrier 1943). D'autre part, Guyénot et Naville-Trolliet (1936) ne retrouvent pas l'action androgène des corps jaunes en implantation.

d) Les extraits alcalins d'hypophyse masculinisent le cobaye femelle en lutéinisant ses ovaires, mais le font aussi en l'absence d'ovaire (Guyénot et Naville-Trolliet 1936).

Dans ce dernier cas, il s'agit d'un mécanisme tout différent, où l'ovaire ne tient aucune place et où la surrénale forme le chaînon indispensable (D. Hodler 1937). On connaît bien en effet l'action masculinisante du cortex surrénalien depuis l'étude des tumeurs virilisantes, la découverte de la zone X chez l'enfant, la masculinisation par les extraits corticaux et l'isolement des hormones androgènes: l'adrénostérone et la déhydroandrostérone.

On peut donc se demander si l'action de l'U.F.E. ne réclame pas la participation de la surrénale, et si le mécanisme de la masculinisation ne serait pas plus complexe qu'on ne pouvait le penser primitivement. C'est ce qui nous a conduit, comme hypothèse de travail suggérée par Mlle K. Ponse, à rechercher si la surrénale intervenait dans le processus, conformément à l'hypothèse suivante:

L'U.F.E. donnée à dose extra-physiologique provoquerait une dysfonction de l'ovaire, dysfonction qui retentirait sur l'hypophyse provoquant une réponse corticotrope de cette dernière, avec masculinisation secondaire par la surrénale.

Pour vérifier cette hypothèse, nous avons cherché si l'on pouvait obtenir une masculinisation par l'U.F.E. en l'absence de sur-

rénale. Si tel n'est pas le cas, ce serait un argument en faveur de notre hypothèse. Dans le cas contraire, celle-ci serait à rejeter, et il conviendrait de revenir à la conception d'un mécanisme direct, d'une masculinisation due à une simple dysfonction ovarienne [1].

I. MÉTHODES ET TECHNIQUES

D. Hodler (1937) avait tenté de surrénalectomiser des cobayes dans le but d'obtenir une masculinisation en l'absence de capsules surrénales. Mais devant les difficultés de l'opération et la mort rapide des animaux décapsulés, elle n'avait pu obtenir de résultats.

Nous avons donc utilisé la rate, facile à surrénalectomiser, et, grâce à l'amabilité de la maison CIBA, qui nous a fourni le Percortène nécessaire, nous avons facilement pu maintenir en vie les animaux opérés.

1. Surrénalectomie.

Des femelles de 100 à 150 gr furent surrénalectomisées selon la technique très simple de Grollmann (1936), mais en deux séances séparées par un intervalle de huit jours.

Lors de la première opération, on implantait sous la peau du thorax, après avoir avivé la surface d'un muscle, 10 mg de Percortène en cristaux. Les animaux étaient ensuite maintenus isolés, à une température constante de 25 degrés, sans régime spécial, si ce n'est de l'eau physiologique comme boisson. Ainsi traités, ils supportèrent facilement les injections de prolan durant 10 à 15 jours.

2. Prolan.

Il a été préparé à partir de l'urine de femmes à terme selon la technique de Guyénot (Précipitation par l'alcool 95°, lavage du précipité par l'alcool, puis l'éther, séchage et reprise par l'eau physiologique au taux de 1 cc de prolan pour 20 cc d'urine).

---

[1] Nous remercions M. le professeur Guyénot d'avoir bien voulu suivre nos recherches avec sa bienveillance habituelle et de nous avoir permis de bénéficier des moyens de travail dûs aux subventions accordées pour recherches d'Endocrinologie par le Kuratorium de la « Donation G. et A. Claraz » auquel nous exprimons notre gratitude.

Nous remercions également Mlle K. Ponse qui nous a orientés sur ce sujet.

Les animaux reçurent des doses de 3 cc par jour en injection sous-cutanée, durant dix à vingt jours (doses totales de 31 à 69 cc de prolan), le traitement commençant le jour suivant la seconde surrénalectomie.



Fig. 1.
Coupe de l'ovaire de la femelle nº 26. Lutéinisation massive. (Env. 200 ×.)

Nous avons alors étudié:

a) des femelles témoins de 100 à 150 gr sans aucun traitement *(fig. 2)*;

b) des femelles traitées uniquement par le prolan;

c) des femelles surrénalectomisées et traitées par le prolan U.F.E.

d) Enfin une femelle témoin reçut 10 mg de Percortène sous la peau sans aucun effet masculinisant.



Fig. 2.
Rat femelle vierge n° 112. Tractus génital normal.

Ces résultats confirment les observations de Chamorro (1942) et Courrier (1943).

Notons d'emblée que toutes les femelles traitées par l'U.F.E. ont montré des ovaires hypertrophiés, bourrés de corps jaunes et de faux corps jaunes, avec un tractus génital hypertrophié et hyperhémié *(fig. 1 et 3)*.

II. LES CRITERES DE LA MASCULINISATION

1. Le clitoris.

Chez la femelle vierge de 100 à 130 gr, le clitoris se présente comme une petite éminence au-dessus de l'orifice vaginal. On



Fig. 3.
Rat : femelle n° 26 surrénalectomisée et traitée par l'U.F.E. Tractus hypertrophié, et gros ovaires semblables à des morulas.

aperçoit deux mamelons arrondis, séparés par un sillon au fond duquel on peut quelquefois distinguer l'ébauche rosée d'une éminence médiane *(fig.* 4 a*)*. En aucun cas, nous n'avons trouvé un clitoris dévaginable.

Chez les femelles plus âgées, ou qui ont eu plusieurs portées, on peut trouver un clitoris dévaginable, qui montre au milieu du prépuce une petite couronne rose, dont le centre figure l'orifice uréthral, alors que le pourtour est formé, du côté dorsal, d'une éminence médiane, arrondie ou carénée, quelquefois flanquée de deux petites bosses arrondies et roses. Du côté ventral, on trouve aussi l'ébauche de deux éminences arrondies et roses. Jamais nous

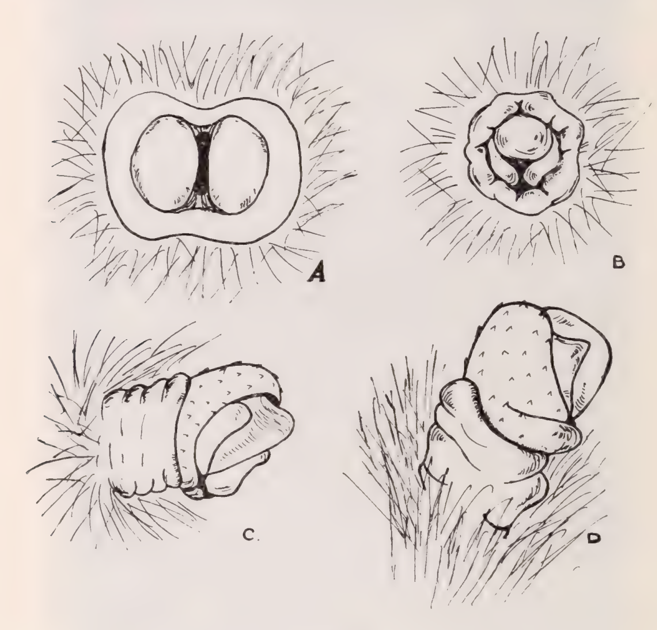


Fig. 4.
Clitoris de rates: A: femelle vierge. B: Femelle après la seconde gestation. C: Femelle traitée par l'U.F.E. D: Femelle surrénalectomisée et traitée par l'U.F.E.

n'avons constaté la présence d'odontoïdes cornés. Dans le sillon situé entre le prépuce et le clitoris, débouchent les orifices des glandes préputiales qui déversent une volumineuse sécrétion jaunâtre *(fig.* 4 b*)*.

Le clitoris de la femelle implantée avec 10 mg de Percortène était de ce type.

Chez les femelles traitées par l'U.F.E., on assiste à des modifications très nettes du clitoris *(fig.* 4 c*)*.

a) Il devient facilement dévaginable.

b) Il croît en longueur et en épaisseur, devenant nettement plus gros que celui de la femelle témoin, ainsi que le montrent des dessins exécutés à la chambre claire au même grossissement.

c) Il est le siège d'une forte hyperhémie.

d) Les éminences, que l'on rencontrait parfois à l'état d'ébauches chez les femelles témoins, s'accroissent au point que l'on trouve une carène médiane, cornée, blanchâtre, flanquée de deux éminences latérales très rouges, et, du côté ventral, deux à quatre éminences rouges plus ou moins longues; dans deux cas, nous avons constaté la présence d'odontoïdes cornés.

Les glandes préputiales déversent toujours une abondante sécrétion.

Chez les femelles surrénalectomisées et traitées par le prolan d'U.F.E. aux mêmes doses que les femelles normales, on constate exactement les mêmes modifications du clitoris, la dévagination, la croissance, l'apparition des éminences, et dans deux cas, la présence d'odontoïdes (*fig.* 4 d).

Nous pouvons donc conclure que la surrénalectomie n'empêche nullement les modifications du clitoris consécutives au traitement par l'U.F.E.

2. Les glandes salivaires.

En 1940 et 1941, Lacassagne a montré qu'il existait un dimorphisme sexuel au niveau de la glande sous-maxillaire chez le rat et la souris. Les différences, beaucoup plus marquées chez la souris, portent sur le rapport entre la partie séreuse et la partie muqueuse de la glande. Chez la femelle, la partie muqueuse est largement prédominante, alors que la partie séreuse est réduite et formée de tubes à cellules non sécrétrices. Chez le mâle, au contraire, la partie séreuse prédomine; elle est constituée par des tubes de calibre plus gros que chez la femelle, et dont les cellules sont remplies de grains de sécrétion clairs.

Nous avons donc cherché si les glandes salivaires répondaient à l'action de l'U.F.E., et si l'on pouvait y retrouver des modifications dans le sens mâle chez les animaux traités. Nous nous sommes basés sur les éléments suivants:

1. *Le diamètre des tubes.*

La mensuration de ce diamètre nous donne déjà une indication sur les différences sexuelles. Nous l'avons mesuré au micromètre oculaire, en prenant soit le diamètre des tubes coupés transversalement (surface de section circulaire), soit la partie la plus étroite de la surface de section, si les tubes étaient coupés obliquement. Pour chaque glande nous avons mesuré 100 tubes, en prenant tous les tubes contenus dans un champ microscopique, et en avons fait la moyenne.

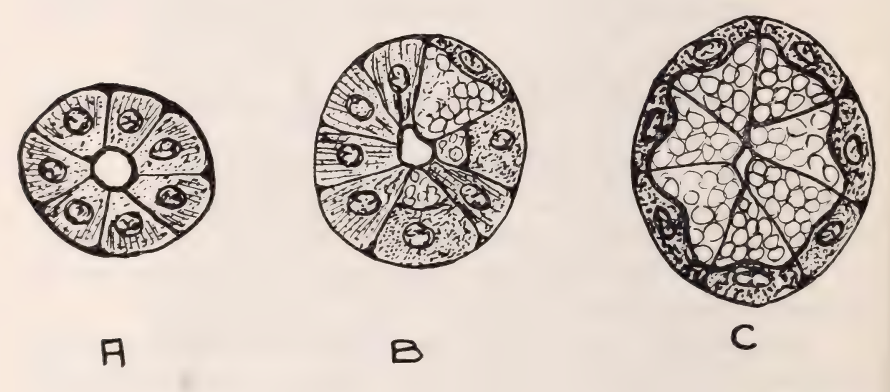


Fig. 5.

Schéma des trois types de tubes séreux: A: type femelle. B: type intermédiaire. C: Type mâle.

2. *La surface occupée par les tubes séreux par rapport aux acini muqueux.*

En dessinant à l'encre de Chine chaque tube séreux compris, à un grossissement fixe, dans une surface de 6 cm sur 6 cm d'un champ microscopique projeté sur une feuille de papier au moyen d'un prisme, on peut se rendre compte directement des différences entre la partie muqueuse et la portion séreuse de la glande salivaire *(fig. 8)*.

3. *La formule tubulaire.*

Nous avons distingué dans les glandes salivaires trois sortes de tubes séreux *(fig. 5)*:

a) *Type A ou type femelle.* Ce type est caractérisé par une paroi formée de cellules cylindriques à gros noyaux et à protoplasme dense,

qui prend bien les colorants plasmatiques (éosine, jaune de métanile). Sa lumière est large et bien ouverte; il est purement excréteur, et ne montre jamais d'indices d'une activité sécrétoire *(fig. 5 A)* et *fig. 6)*.

b) *Type B ou intermédiaire.* Ces tubes sont formés par des cellules de différents types. Certains sont entièrement constitués de cellules dont la partie basale, contenant le noyau, a un protoplasme dense, du type de la cellule du tube A, alors que le sommet est formé par une petite masse claire contenant des granulations arrondies et transparentes. La lumière est un peu rétrécie, les noyaux sont quelque peu refoulés vers la base.



FIG. 6.
Tube du type A ou type femelle (env. 850 ×).

D'autres tubes contiennent, outre quelques cellules du type A, des éléments du type décrit ci-dessus, et d'autres enfin qui ont un noyau complètement refoulé à la base avec une mince lame de protoplasme dense et granulaire, alors que tout le reste de la cellule est rempli de granulations claires *(fig. 5 B)*.

c) *Type C ou type mâle.* Dans ces tubes, toutes les cellules ont un noyau refoulé à la base avec le protoplasme et sont remplies

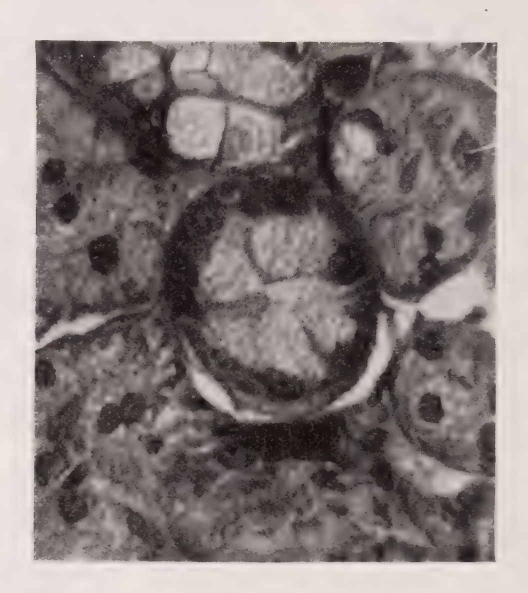


Fig. 7.
Tube du type C ou type mâle (env. 350 ×).

de granulations claires, donnant ainsi à tout le tube l'aspect d'une surface translucide entourée d'une couronne plus sombre dans laquelle se détachent quelques points: les noyaux. La lumière n'est plus que virtuelle: nous avons un tube sécréteur *(fig.* 5C et *fig.* 7*)*.

Dans les glandes des mâles, des femelles, comme dans celles des animaux traités, nous avons trouvé ces trois sortes de tubes. Cependant, le nombre des uns par rapport aux autres varie et nous permet d'établir le pourcentage des divers types présents dans la glande, sous forme d'un rapport nommé *formule tubulaire.* On compte, sur cent tubes, ceux appartenant aux divers types

décrits, et l'on établit le pourcentage qui sera caractéristique pour les mâles et les femelles.

Si nous prenons comme exemple quelques-uns des animaux étudiés, nous constaterons que la femelle témoin 112 a un diamètre

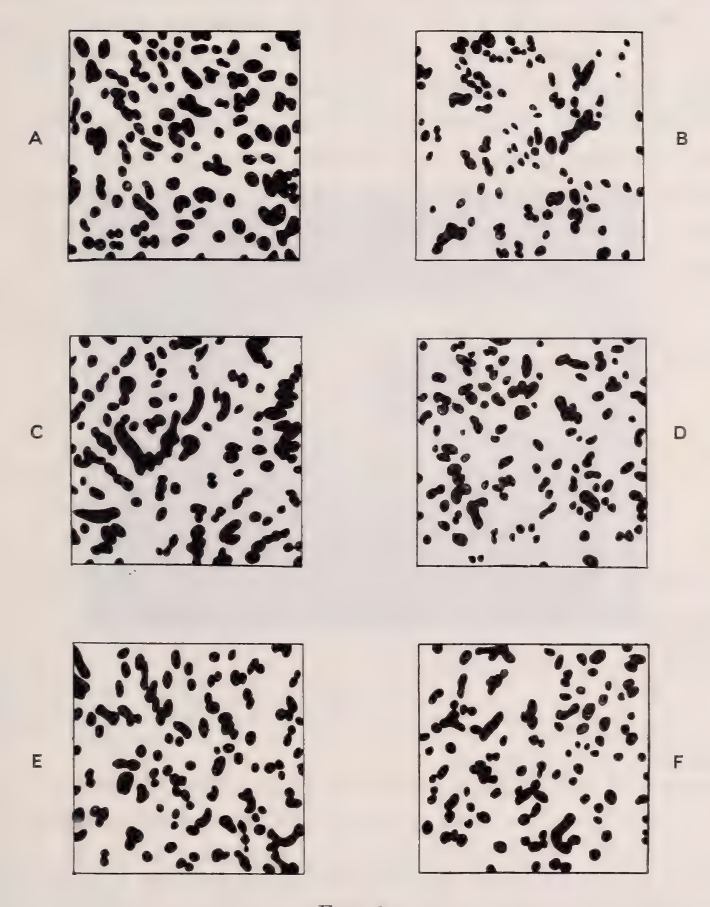


Fig. 8.

Diagrammes de la surface occupée par les tubes séreux dans les coupes de glandes salivaires. (Surface tubulaire en noir.) *a :* mâle normal. *b :* femelle normale. *c* et *d :* femelles traitées par l'U.F.E. *e* et *f :* femelles surrénalectomisées et traitées par l'U.F.E.

moyen des tubes de 31,8 μ, une surface représentée en noir sur la figure 8 *b* et une formule tubulaire : Type A : 63%, B : 36%, C : 1%. Le mâle 122 a un diamètre moyen de 39,4 μ, une surface représentée

sur la figure 8 *a* et une formule tubulaire : Type A : 6% ; B : 15%, C : 79%.

La femelle 10, qui a reçu 42 cc de prolan en 25 jours, montre un diamètre moyen de 41 μ, une surface représentée sur la figure 8 *c* et une formule tubulaire : Type A : 7%, B : 13%, C : 80%.

La femelle 11, qui a reçu 31,5 cc de prolan en vingt-cinq jours, montre un diamètre moyen de 35,5 μ, une surface représentée sur la figure 8 *d*, et une formule tubulaire : A : 9%, B : 61%, C : 30%.

La femelle 26, qui a reçu 37 cc de prolan en seize jours après surrénalectomie, montre un diamètre moyen de 35 μ, une surface tubulaire représentée sur la figure 8 *e*, une formule tubulaire : A : 20%, B: 47%, C : 33%. Quant à la femelle 25, dont la surface est représentée sur la figure 8 *f*, elle a reçu 35 cc de prolan en seize jours également après surrénalectomie, mais elle est morte en étuve, et une fixation tardive des glandes salivaires n'a pas permis l'étude histologique des tubes.

Le tableau suivant résume ces résultats :

Animaux	Diamètre moyen (μ)	Formule tabulaire
Femelle normale	31,8	A. 63% B. 36% C. 1%
Mâle normal	39,4	A. 6% B. 15% C. 79%
Femelle traitée au prolan U.F.E.	41,0 35,5	A. 7% B. 13% C. 80% A. 9% B. 61% C. 30%
Femelle surrénalectomisée et traitée à l'U.F.E. . .	35,0	A. 20% B. 47% C. 33%

Ainsi donc, pour les glandes salivaires comme pour le clitoris, nous constatons que le traitement à l'U.F.E. provoque des modifications dans le sens mâle, que l'animal soit entier ou qu'il soit décapsulé.

3. La greffe de prostate.

Pour confirmer les résultats observés sur la glande salivaire et le clitoris, il était intéressant de voir si un récepteur mâle réagirait à l'action de l'U.F.E.

Greene et Burrill (1939 *b*) avaient obtenu des résultats probants en greffant des prostates sous la peau des femelles traitées. Ces glandes qui possèdent un seuil de réaction aux hormones androgènes plus élevé que celui de la prostate femelle, présente à l'état d'ébauche ventrale chez la rate, sont un excellent témoin d'une action hormonale androgène. Greene et Burrill obtinrent en effet des images histologiques d'activation (zones claires).

Price (1941) fit de même pour étudier l'action androgène de la zone X; puis Morato et Manaro (1940 *b*) greffèrent chez le

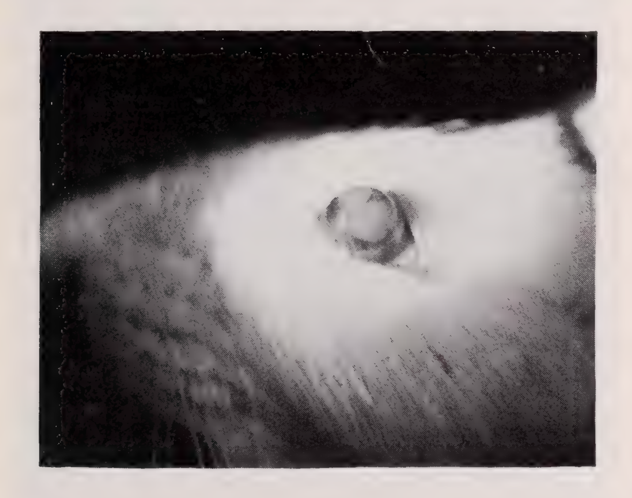


Fig. 9.
Greffe de prostate dans la chambre antérieure de l'œil de la femelle n° 26.

cobaye femelle un fragment de vésicule séminale, qui fut également activé par le traitement à l'U.F.E.

Nous avons donc choisi la prostate ventrale du rat comme récepteur mâle et, pour mieux juger de la reprise de la greffe avant d'entreprendre les surrénalectomies, nous l'avons placée dans la chambre antérieure de l'œil. Nous avons greffé nos animaux selon la technique de Goodmann (1934) une semaine avant de faire la première surrénalectomie; à ce moment, on pouvait juger de l'état de la greffe et n'utiliser que les animaux donnant l'espoir d'une bonne reprise. Des rats mâles, âgés de huit à dix jours, fournirent les prostates ventrales que nous prélevâmes aseptiquement et greffâmes dans la chambre antérieure de l'œil (*fig.* 9). L'étude histolo-

gique de toutes les greffes a été faite après avoir enlevé le cristallin, très gênant pour la confection des coupes.

Les résultats ne furent guère satisfaisants. La reprise des greffes fut difficile : deux seulement chez les femelles traitées, et deux chez les mâles, alors que toutes les greffes faites sur femelles témoins se résorbèrent par formation d'un abcès, ou se sclérosèrent. Morato et Manaro (1940 *b*) rencontrèrent les mêmes difficultés chez le cobaye. Peut-être faut-il attribuer cet insuccès au fait que nous faisions toujours des homogreffes et non pas des autogreffes ? Ou bien, est-ce l'absence d'hormones androgènes chez les femelles témoins qui favorisa la résorption de la greffe ? Il est difficile de décider entre ces deux interprétations.

Quoi qu'il en soit, deux des femelles surrénalectomisées et traitées par l'U.F.E. eurent des greffes qui reprirent bien et montrèrent une activation nette de l'épithélium glandulaire. Les cellules des tubes sont hautes, avec les zones claires caractéristiques, un noyau refoulé à la base et dans la lumière une certaine quantité de sécrétion. D'autres tubes sont distendus par la sécrétion qui les remplit et prennent un aspect kystique avec une énorme lumière et des parois amincies, à cellules aplaties non sécrétantes *(fig. 10)*.

Ainsi donc, un récepteur mâle greffé, nous apporte une preuve de plus que la surrénale n'est nullement nécessaire à l'action androgène de l'U.F.E.

Pour donner une idée plus précise des résultats obtenus, voici comme exemple l'observation d'une femelle masculinisée :

La rate nº 26, pesant 115 gr reçoit le 9 février la prostate ventrale d'un rat mâle de 20 gr dans la chambre antérieure de l'œil gauche. Une semaine après, le 17 février, la greffe est bien limitée, blanche; l'humeur aqueuse est claire : on enlève la surrénale droite. Le 24 février, on surrénalectomise l'animal du côté gauche et l'on implante 10 mgr de Percortène sous la peau du thorax. La rate est alors placée à la température de 25 degrés, nourrie au grain, aux feuilles de salades et à l'eau salée. Son clitoris est indévaginable, et l'on aperçoit à peine l'ébauche d'une carène médiane. Du 25 février au 13 mars, elle reçoit chaque jour 3 cc de prolan en injections sous-cutanées, soit une dose totale de 37 cc, correspondant à 740 cc d'urine.

On l'autopsie le 13 mars (poids 150 gr) : Le clitoris est dévaginable, hypertrophié et hyperhémié, il présente trois éminences

dorsales, dont une médiane en carène et deux latérales très rouges. Les corps caverneux portent de nombreux odontoïdes blancs et cornés. Le tractus génital est gros, rouge, et les ovaires, fortement augmentés de volume, sont formés d'un agglomérat de faux corps jaunes qui les fait ressembler à une morula. On ne trouve nulle part

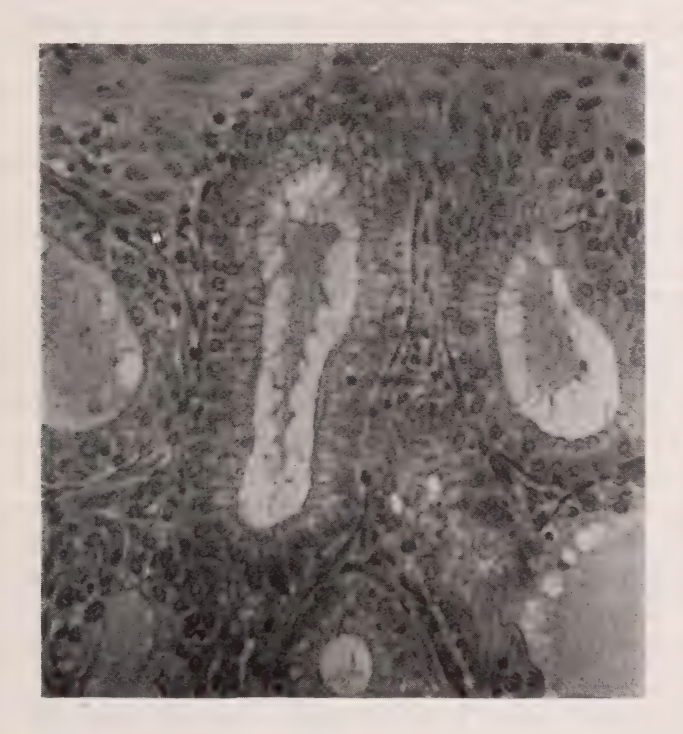


Fig. 10.
Coupe de la greffe de prostate chez la femelle nº 26. Zones claires (env. 35 ×).

des régénérats de surrénale, et les quelques masses suspectes prélevées dans la région rénale et le long de l'aorte se sont toutes révélées être des ganglions lymphatiques. La greffe a été prélevée et fixée avec la cornée : elle présentait des tubes prostatiques avec de nombreuses zones claires *(fig. 10)*. Les glandes salivaires, décrites ci-dessus, ont aussi réagi dans le sens mâle.

CONCLUSIONS

En résumé nous avons pu démontrer :

a) Que, chez la rate, l'U.F.E. produit, en présence comme en l'absence de surrénale, une masculinisation décelable sur le clitoris, les glandes salivaires et la prostate greffée dans la chambre antérieure de l'œil.

b) Cette masculinisation s'accompagne toujours d'une très forte lutéinisation et pseudolutéinisation de l'ovaire.

On peut donc en conclure que la surrénale n'est pas nécessaire à l'action masculinisante de l'U.F.E.

Cependant, l'implantation de Percortène aurait pu avoir un effet masculinisant propre, nous masquant l'absence d'une réaction à l'U.F.E. Les travaux sur l'activité androgène de l'acétate de désoxycorticostérone sont contradictoires; Benoit, Gros, Paris et Kehl (1942 et 1945), sur le chat mâle castré et sur la crête du chapon, trouvent une action masculinisante, alors que Caridroit (1945) sur le chapon, Chamorro (1942) sur la sous-maxillaire de la souris, Burrill et Greene (1940) sur la prostate du rat, et enfin Courrier (1943) qui a utilisé des produits très purifiés sur le rat mâle castré, nient toute action masculinisante de cette hormone. La femelle que nous avons implantée avec 10 mgr de Percortène n'a pas montré non plus de réaction. Courrier attribue à des impuretés contenues dans les produits utilisés les réactions masculinisantes obtenues.

Notre hypothèse de travail relative à un mécanisme nécessitant l'ovaire, l'hypophyse et la surrénale, s'avère donc fausse, et il semble que, malgré les faits douteux qui persistent, on puisse attribuer la masculinisation par l'U.F.E. à une simple dysfonction de l'ovaire lutéinisé. Les corps jaunes physiologiques et les faux corps jaunes dûs aux fortes doses d'U.F.E. produiraient, à côté de la progestérone, des hormones androgènes, mais en quantité insuffisante pour agir rapidement sur les récepteurs mâles de la femelle normale; toutefois, si cette action se prolonge, ou si des doses massives d'U.F.E. provoquent une lutéinisation ou pseudolutéinisation complète de l'ovaire, les androgènes se trouveront en quantité suffisante ou agiront suffisamment longtemps pour modifier les récepteurs périphériques. On s'explique alors pourquoi les vieilles

femelles se masculinisent, pourquoi un extrait total de corps jaune est masculinisant alors que la progestérone ne l'est pas, et pourquoi certains ovaires, bien que lutéinisés, ne produisent pas de masculinisation.

Quant à l'action de l'hypophyse, elle semble inexistante puisque l'on sait que son action masculinisante passe par la surrénale; il reste cependant à démontrer que l'on peut masculiniser une femelle par l'U.F.E. en l'absence d'hypophyse.

BIBLIOGRAPHIE

1942. BENOIT, J., GROS, G., PARIS, R. et KEHL, R. *Action androgénique de l'acétate de desoxycorticostérone chez le chat castré.* C. R. Soc. Biol. 136, 575.

1945. —— *Action masculinisante de l'acétate de desoxycorticostérone et de la progestérone sur la crête du chapon.* C. R. Soc. Biol. 139, 725.

1939. BRÄDBURY, J.-T. et GAENSBAUER, F. *Masculinisation of the female rat by gonadotropic extract.* Proc. Soc. Biol. a. Med. 41, 128.

1945. CARIDROIT, F. *Absence d'action sexuelle de l'acétate de desoxycorticostérone sur le chapon.* C. R. Soc. Biol. 138, 147.

1942. CHAMORRO, A. *Acétate de désoxycorticostérone, surrénale et sous-maxillaire de la souris.* C. R. Soc. Biol. 136, 489.

1943. COURRIER, R. *Remarques sur l'action androgène de quelques stéroïdes.* C. R. Soc. Biol. 137, 53.

1938. DESCLIN, L. *A propos de l'activité androgénique de l'ovaire.* C. R. Soc. Biol. 128, 557.

1934. GOODMANN, L. *Observations on transplanted immature ovaries in the eyes of adult male and female rats.* Anat. Rec. 59, 223.

1939*a*. GREENE, R. R. et BURRILL, M. W. *Experimental intersexuality: masculinisation of female rats by post partum treatment with anterior pituitary like hormone.* Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 40, 514.

1939*b*. —— *Androgenic function of APL stimulated ovaries in immature rats.* Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 42, 761.

1940. —— *Lack of demonstrable androgenic activity of desoxycorticostérone acétate.* Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 43, 182.

1936. GROLLMANN, A. *The adrenals.* London, 1936.

1932. GUYÉNOT, E., PONSE, K. et WIETRZYKOWSKA, J. *Lutéinisation de l'ovaire et masculinisation chez le cobaye.* C. R. Ac. Sc. 194, 1051.

1934. GUYÉNOT, E., PONSE, K. et TROLLIET, I. *Action masculinisante de l'U.F.E.* C. R. Ac. Sc. 198, 1830.

1935. —— et DUSZYNSKA-WIETRZYKOWSKA, J. *Stérilité et virilisme chez les femelles de cobaye issues d'un croisement interspécifique.* Rev. suisse Zool. 42, 341.

1936. Guyénot et Naville-Trolliet, I. *Masculinisation provoquée de femelles de cobaye.* Rev. suisse Zool. 43, 415.

1937*a*. Hill, R. T. *Ovaries secrete male hormone. I. Restauration of the castrate type of seminal vesicle et prostate gland to normal by grafts of ovaries in mice.* Endocr. 21, 495.

1937*b*. —— *Ovaries secrete male hormone. II. Temperature control of male hormone output by grafted ovaries.* Endoc. 21, 633.

1941. —— *Fate of ovaries which have been grafted in the eye for longs periods of time.* Endoc. 28, 426.

1938. —— et Strong, M. T. *Ovaries secrete male hormone. Effect of ovarian androgens on accessory size in the mouse.* Endocr. 22, 663.

1940. —— *Ovaries secrete male hormone. Comparaison of some synthetic androgens with naturally occuring ovarian androgen in mice.* Endoc. 27, 79.

1937. Hodler, D. *Surrénale et masculinisation.* Thèse. Genève, 971.

1940. Lampton-Miller. *Influence of temperature on the internal secretory activities of transplanted ovaries in the female rats.* Endocr. 26, 519.

1940. Lacassagne, A. *Dimorphisme sexuel de la glande sous-maxillaire chez la souris.* C. R. Soc. Biol. 180.

1938. Morato-Manaro, J. et Albrieux, A. *Vermännlichung von jugendlichen weiblichen Meerschweinchen durch das Prolan hormonale Dosierung in Urin und Ovarien.* Rev. Biol. et Hyg. 9,79.

1940*a*. —— *Vermännlichung von jungen weiblichen Meerschweinchen durch Prolan Hormongehalt in Urin und Ovarien.* Arch. Klin. u. Inst. Endok. 1, 381.

1940*b*. —— *Vermännlichung von jungen weiblichen Meerschweinchen durch Prolan.* Arch. Klin. u. Inst. Endok. 1, 387.

1940. Nally-Porte, O. *Etude de l'action de l'urine gravide sur des mâles de cobaye castrés. Action du prolan U.F.E.sur les cobayes mâles castrés porteurs de greffes ovariennes.* C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, 57 p. 36-42.

1934. Papanicolaou, G. N. et Falk, E. A. *Action of P.U. extract (Follutein) on the external gentalia of female guinea-pig.* Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 31, 750.

1938. —— *General muscular hypertrophy induced by androgenic hormone.* Science, 87, 238.

1936. Pfeiffer, C. A. *Effect of ovarian transplant upon the development and maintenance of the seminal vesicle and prostate gland of albino rat.* Anat. Rec. 65, 213.

1941. Price, D. *Rats prostate and vesicle seminal grafts in relation to the age and sex of the hosts.* Phys. Zool. 14, 145.

1936. Steinach et Kun, H. *Luteingewebe und männliche Geschlechtcharaktere.* Pflg. Arch. 227,266.

Tome 54, nº 25. — Décembre 1947.

Aus dem Zoologischen-vergl. Anatomischen Institut
der Universität Zürich.

Beziehungen zwischen der Blutzirkulation im Puppenflügel und dem Zeichnungsmuster von *Ephestia kuehniella*[1]

von

Gotthard STEHR

Mit 1 Tabelle und 16 Textabbildungen.

(Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung durch die Georges und Antoine Claraz-Schenkung.)

EINLEITUNG

1. *Die Querbindenzeichnung.*

Viele Schmetterlinge zeigen in ihrer Zeichnung neben anderen Elementen quer über die Flügel laufenden Streifen, die sogenannten Querbinden. Ihre Zahl kann sehr verschieden sein, jedoch sind die Arten häufig, in denen rechts und links einer in der Flügelmitte liegenden Symmetrieachse die gleiche Zahl von Querbinden symmetrisch zueinander angeordnet ist. Daher wird das Querbindensystem auch als Symmetriesystem bezeichnet. In den vergleichend-morphologischen Arbeiten von Schwanwitsch (1924) und Süffert (1926, 1927, 1929), die der Analyse der Schmetterlingszeichnungen galten, wurden noch andere Elemente zu Zeichnungssystemen zusammengefasst. So bilden einige Flecken, die sich in der Gegend

[1] Es sei mir hier gestattet, meines verehrten verstorbenen Lehrers, Herrn Prof. Dr. J. Strohl, zu gedenken; er hat diese Arbeit stets mit hilfreichem Rat unterstützt. Für die Leitung in der Fortsetzung der Arbeit danke ich Herrn Prof. Dr. E. Hadorn herzlich. Ausserdem bin ich dem Kuratorium der Georges und Antoine-Claraz-Schenkung für die Unterstützung dieser Untersuchungen zu grossem Dank verpflichtet.

der Discoidalquerader befinden, das System der Mittelflecken, Binden oder Fleckenreihen, die sich distalwärts der Symmetriebinden befinden, gehören zum System des Randmusters und Flecken, die sich zwischen den Symmetriebinden befinden, zum System der Schattenflecken. Die in diesen Systemen zusammengefassten Einzelteile lassen eine Gemeinsamkeit und Zusammengehörigkeit erkennen, die sich darin zeigt, dass sie sowohl bei individueller Modifikation wie bei genetischer Variation immer miteinander und in gleicher Richtung von der Norm abweichen.

Kühn (1926) konnte dann feststellen, dass auch in experimentell hervorgerufenen Modifikationen diese Systeme auf die gesetzten Reize einheitlich reagieren. *Nymphaliden*puppen, die besonderer Kälteeinwirkung ausgesetzt wurden, zeigten, dass zwar die einzelnen Musterteile zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenem Grade modifizierbar waren, dass andererseits aber gerade jene Zeichnungselemente, die in den Schemata von Schwanwitsch und Süffert zu Systemen zusammengefasst worden waren, auch im Experiment gleichzeitig und gleichsinnig abgeändert wurden. So stellte sich also die Querbinden s y m m e t r i e nicht nur als eine äusserlich-formale Erscheinung heraus, sondern als das Ergebnis eines einheitlichen, physiologischen Prozesses, auf den die räumlich getrennten Querbinden gemeinsam zurückführbar sein müssen.

Im Prinzip gleichartige Experimente — nur wurden Hitze- statt Frosteinwirkungen benutzt — führte Feldotto (1933) mit dem gleichen Ergebnis an der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* durch. Durch eine Festlegung der Zeiten, in denen eine Verringerung der gegenseitigen Distanz der Querbinden oder eine Veränderung ihrer Ausprägungsstärke erzielt werden konnte, wurde eine Antwort auf die Frage gesucht, wann der vermutete Entwicklungsprozess ablaufen könnte. Diesem Verfahren liegt die Annahme zugrunde, dass der Zeitraum der Beeinflussbarkeit zusammenfalle mit dem Ablauf der entscheidenden Entwicklungsprozesse.

Die so eruierten „sensiblen Perioden", soweit sie Merkmale der Querbinden und deren Lokalisation betreffen, sind für die Stärke der Querbinden die Zeit von 0—96 Stunden nach der Verpuppung und für die Verschiebung der Querbinden in Richtung auf die Mittelachse die Zeit von 36—90 Stunden nach der Verpuppung.

Kühn und Engelhardt (1933) benutzten zur weiteren Analyse der Prozesse, die zur Querbindenbildung führen, eine neue Ver-

suchstechnik. Mit einer heissen Nadel wurden auf dem Puppenflügel von *Ephestia* Branddefekte angebracht und das Verhalten der Querbinden analysiert. Während des 1. Puppentages gesetzte Defekte hatten keinen Einfluss auf die Binden, während an und nach dem vierten Tage angebrachte Branddefekte ein mosaikartiges Ausfallen der betreffenden Musterteile zur Folge hatten. In der dazwischenliegenden Zeit, d.h. am zweiten Tag angebrachte Defekte bewirkten, je nach ihrer Lage auf dem Flügel, mehr oder weniger starke örtliche Verschiebungen und Ausbuchtungen im normalen Bindenverlauf, so dass aus der zusammenfassenden Betrachtung der Experimente geschlossen werden konnte, dass die Binden am Rande eines Ausbreitungsprozesses entstehen, der, wenn er ungestört abläuft, sich bis zu dem Ort

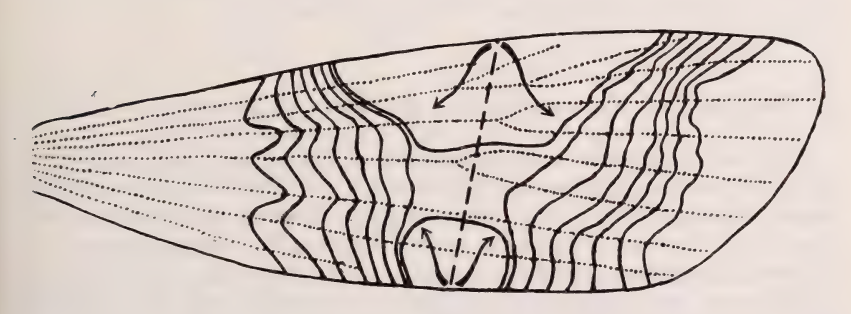


Abb. 1.
Areale fortschreitender Ausbreitung eines „Muster-Determinationsstromes". Nach Kühn und Engelhardt 1933, p. 687.

fortsetzt, an dem die Querbinden ihre normale Lage haben; durch den Branddefekt wird diesem Ausbreitungsvorgang eine Schranke gesetzt, so dass die Querbinden nicht bis in ihre übliche Lage geführt werden können; dieser Ausbreitungsprozess scheint von der Mitte des Vorderrandes quer über den Flügel zu laufen und sich dabei proximal und distal auszudehnen. Wo er seine Grenzen findet, seine natürlichen oder die durch einen Branddefekt gesetzten, befinden sich nach der Ausfärbung die Querbinden. Dieses Resultat ist in Abb. 1 schematisch dargestellt.

Strohl und Köhler (1940) setzten junge *Ephestia*-Puppen verschiedener Alterstadien für sechs Tage einem Atemmedium aus, das zwanzig Prozent Kohlendioxyd enthielt. Sie erhielten eine

Verringerung der Breiten der Querbinden, wenn die Versuchstiere im Alter von 0—48 Stunden dem Experiment unterworfen wurden.

Im Alter von 0—12 Stunden einer Ultraviolettbestrahlung ausgesetzte Puppen zeigten ein Zusammenrücken der Binden in der Richtung der Symmetrieachse (Köhler, 1941). Wurde Puppen von 36—72 Stunden ein heisser Paraffintropfen auf die Gegend der Flügelwurzel gesetzt, so konnten die Binden andererseits auch relativ weit über dem Ort, an dem sie im normalen Fall liegen, hinausgeschoben werden (Köhler, 1941).

All diese Versuche zeigen, dass das Muster durch verschiedenste Einwirkung zu verändern ist, doch wird über die Natur der entwicklungsphysiologischen Prozesse, die zu seiner Ausbildung führen, nichts Näheres erkennbar. In der Hoffnung, weiteren Aufschluss zu gewinnen, sind daher die Versuche angestellt worden, die im folgenden beschrieben werden sollen.

2. *Versuche zur Abänderung des Zeichnungsmusters mit Colchicin.*

Wir gehen aus von einer Beobachtung Köhlers (1932), wonach im Puppenalter von rund sechzig Stunden auf der Hypodermis des Vorderflügels die Mitosenzahl stark vermehrt ist; ferner stellte er fest, dass zu dieser Zeit in den Arealen der später dunklen Zeichnungselemente die Mitosenzahl grösser ist, als in den übrigen Bezirken des Flügels. Braun (1936) bestätigte diese Beobachtungen. Es bestand also die Hoffnung, durch *Colchicin* — ein durch die Eliminierung des Spindelapparates die Karyokinese störendes Alkaloid — den normalen Ablauf dieser Mitosen zu behindern und, wenn tatsächlich eine nähere Beziehung zwischen Mitosenzahl und Zeichnungselementen bestehen sollte, eine Veränderung des Musters zu erzielen. Es wurden daher *Ephestia*puppen aller Altersklassen zwischen 40 und 120 Stunden Colchicinlösungen in verschiedenen Konzentrationen injiziert. Zur Injektion wurde ein zur Kapillare ausgezogenes Glasröhrchen benutzt, von der ein Gummischlauch zum Munde führt, so dass die Flüssigkeit gut aufgesogen und wieder ausgepresst werden kann. Diese Injektionsnadel wurde in einem Zwischenraum zwischen zwei Abdominalsegmenten seitlich eingestochen und die Lösung langsam dem Körper einverleibt. Die Injektionsmenge wurde nach Möglichkeit durch Augenmass und Uebung in gleichen Grenzen gehalten.

Die Tabelle I gibt eine Uebersicht über die Anzahl der injizierten Tiere, die benutzten Konzentrationen und die Zahl der geschlüpften Tiere.

Dass in Gruppe A überhaupt noch Tiere geschlüpft sind, dürfte auf Unterschieden in der absoluten injizierten Menge beruhen, die mitunter auch viel zu klein ausgefallen sein kann. Andererseits wird der noch beträchtliche Ausfall in Gruppe C teilweise auf Schädigungen der Tiere durch den Injektionsstich selbst zurückgeführt werden müssen. Von diesen Versuchsfehlern abgesehen, erscheint mir aber die Tatsache bedeutungsvoll, dass der relativ

Tabelle 1.

Absolute Anzahlen und Prozentzahlen der geschlüpften Tiere nach Injektion verschiedener Colchicinkonzentrationen.

Serie	Anzahl der injizierten Tiere	Konzentration mgr Colchicin : 1 ccm	Geschlüpfte Tiere	
			absolute Zahl	in % der Injizierten
A	127	0,1	3	2,4
B	304	0,000 05	76	25
C	350	0,000 02	281	80,4

geringe Konzentrationsunterschied der Lösungen, die in Gruppe B und in Gruppe C verwendet wurden, einen so grossen Unterschied in der Anzahl der geschlüpften Tiere hervorrief. Da mit dieser starken Erhöhung der tödlichen Wirkung einer Colchicinlösung von 0,00005 mgr/ccm gegenüber einer Lösung von 0,00002 mgr/ccm nicht die geringste Wirkung auf das Zeichnungsmuster einherging, kann man schliessen, dass mit Colchicin eine Musterabänderung nicht zu erzielen ist. Es wurde daher von einer Weiterführung dieser Versuche, mit Colchicininjektion das Muster zu beeinflussen, Abstand genommen.

Während die bisher besprochenen Arbeiten darstellten, dass die Elemente der Flügelzeichnung der Schmetterlinge zu Systemen zusammengefasst werden können, die sich auch experimentellen Eingriffen gegenüber als geschlossene Einheiten erweisen, soll jetzt auf den Umstand eingegangen werden, dass die Querbinden zu den Adern des Flügels in gewissen morphologischen Beziehungen stehen.

BEZIEHUNG DER FLÜGELZEICHNUNG ZUM GEÄDER

1. *Problemstellung.*

Da die Längsadern in der Hauptsache parallel zum Vorder- und Hinterrand des Flügels verlaufen, während die Binden quer über dem Flügel liegen, kommt es zu einer Kreuzung von Querbinden und Längsadern; in den allermeisten Fällen von Querbindenzeichnung erleidet nun die Binde bei dieser Kreuzung eine Abweichung von ihrem geraden Verlauf in der Weise, dass sie in der

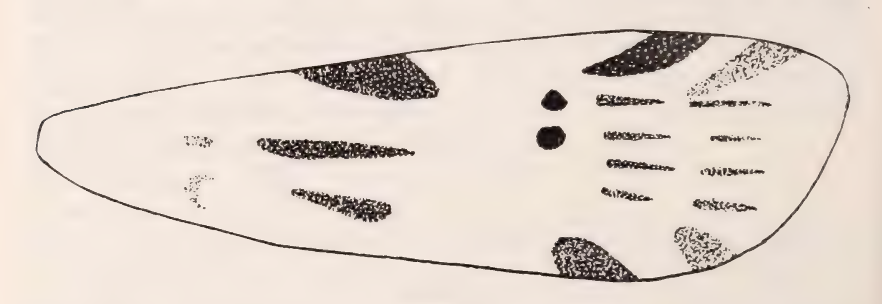


Abb. 2.
Auflösung der Querbinden in „Pfeilflecken" durch Hitzebehandlung. Nach Feldotto 1933, p. 314.

Aderrichtung verzogen wird. Die Binde wird also bei jeder Überquerung einer Ader ausgezackt. Diese „Auszackungen" sind nun aber nicht etwa als sekundäre Erscheinungen anzusehen, sondern die Binde stellt ihrerseits nur den Verschmelzungszustand urprünglich auf den Adern gebildeter Flecken dar, der sogenannten Pfeilflecken. Dies zeigt einmal bei *Ephestia* die Mutante *q* (q^+ = „normalstarke Querbinde", Kühn und Kenke, 1929, p. 63)[1], die eine Abschwächung der Querbinden verursacht, so dass die einzelnen Pfeilflecken ihren Zusammenhang miteinander verlieren und selbstständig werden; zum anderen erhielt Feldotto 1933 in den oben erwähnten Experimenten mit Hitzereizung, am häufigsten in der Zeit von 30 bis 36 Stunden, einen gewissen Prozentsatz abgeänderter Tiere, bei denen die Reduktion der Querbinden so weit ging, dass die Pfeilflecken ihren Zusammenhang untereinander

[1] In der Originalarbeit ist für das unmutierte Gen der Wildform das Symbol Q anstelle des von mir gebrauchten q^+ verwendet.

verloren und in extremen Fällen fast nur noch eine Markierung der Adern darstellten. (Abb. 2.)

So wie hier die Querbinden, wenn sie einer genetisch oder modifikatorisch bewirkten Reduktion unterliegen, in ihre Einzelteile zerfallen und dadurch erkennen lassen, dass die Adern für sie einen bestimmenden Ort darstellen, kann auch für die meisten anderen Zeichnungssysteme nachgewiesen werden, dass Adern, Adernverzweigungen und Adernverlauf ihre Gestalt bestimmen.

Es ist daher immer wieder versucht worden, das Flügelmuster aus dem Adersystem abzuleiten; ein besonderes Interesse fand diese Frage nach der Beziehung zwischen Geäder und Zeichnung immer dann, wenn nicht nur physiologische, sondern auch phylogenetische Einsichten erhofft wurden.

Die Feststellung, dass bei *Neuropteren*, *Orthopteren*, *Homopteren* und *Dipteren* die Zeichnung, wenn sie vorhanden ist, meistens als Pigmentierung, als Markierung von Queradern oder deren nächster Umgebung erscheint, bot den Anlass, auch die Binden und Flecken der Schmetterlingszeichnung auf das Lakunen- und Querlakunennetz der jungen Puppen zurückzuführen, aus dem ja das Geäder des imaginalen Flügels hervorgeht. Solche Versuche sind vor allem unternommen worden von v. LINDEN (1898, 1901, 1902), während von anderen Forschern das Hauptgewicht auf die grossen Längsadern gelegt wurde, an denen ausgezeichnete Stellen die Bestimmungsorte der späteren Querbinden darzustellen hätten. Die neueste Arbeit in dieser Richtung stammt von LEMCHE (1937), der die Längsadern auf ihre Verzweigungspunkte hin untersucht und von diesen annimmt, dass sie die Ausgangspunkte der Querbindenbildung seien.

Ungeachtet aber, in welcher morphologischen Eigenschaft des Adersystems die Grundlage der Zeichnung gesucht wird, ob in ontogenetisch noch nachweisbaren Queradern oder in den Verzweigungspunkten der Längsadern, ist wesentlich, dass solche Betrachtungen mit den oben erwähnten Experimentalergebnissen von KÜHN und ENGELHARDT (1933), wonach die Symmetriebinden einem auch physiologisch einheitlichen System angehören, bisher nicht in Zusammenhang gebracht wurden. Einerseits gelten die Querbinden als die Grenzen eines Flügelfeldes, in dem sich irgendeine physiologische Zustandsänderung ausbreitet, andererseits besteht die Möglichkeit, im Geäder und seinem Einfluss auf die Zeichnung mehr zu sehen als nur eine zusätzliche, aber sekundäre Komplikation.

Dieses beziehungslose Nebeneinander zweier Tatsachenkomplexe kann solange nicht beseitigt werden, als die funktionelle Bedeutung der Adern, das heisst im Besondern die Bewegungsart des Blutstromes in ihnen, nicht genügend bekannt ist. Diese wurde bisher viel einfacher gesehen, als sie in Wirklichkeit ist. Für den ausgewachsenen Imaginalflügel sind tatsächlich die grossen Längs- und Randadern die einzigen Blutwege. Ob dies aber für den Puppenflügel, für die Zeit, in der das Zeichnungsmuster angelegt wird, gleichermassen gilt, wurde keiner genügenden Prüfung unterzogen. Vor allem bestand über den Weg, den das Blut nimmt, über seinen Eintritt in den Flügel, seinen Umlauf und seinen Austritt keine Klarheit.

In diesen Zusammenhang gehört die Arbeit von ZELLER (1938), in der die Strömungsverhältnisse der Hämolymphe im Puppenflügel von *Ephestia* untersucht wurden. Da seine Resultate aber noch keinen endgültigen Aufschluss brachten, sind diese Untersuchungen von mir wiederholt und weitergeführt worden. Der Zweckmässigkeit halber seien seine diesbezüglichen Resultate erst später mitgeteilt, wenn sie mit den eigenen verglichen werden können.

Zunächst konnte ZELLER feststellen, dass durch den Hämolymphstrom Teile des Fettkörpers in den Flügel transportiert und dort am Vorderrande deponiert werden. Dabei konnte er darauf hinweisen, dass die proximale und distale Begrenzung dieses Flügelfettkörpers genau mit den Orten übereinstimmt, an denen proximale und distale Querbinden auf den Vorderrand des Flügels stossen. Die Hypothese scheint daher nicht unberechtigt, dieses Fettdepot am Vorderrand des Zentralfelds — des von den Querbinden eingesäumten Flügelmittelstücks — mit der Bildung der Binden in Zusammenhang zu bringen.

Diese Feststellung eines Flügelfettkörpers durch ZELLER hat auf e i n e Möglichkeit hingewiesen, wie Blutfunktion im Flügel und Querbindensymmetrie miteinander verknüpft sein könnten. Es durfte damit gerechnet werden, noch andere Beziehungen von Blut und Blutstrom zur Flügelzeichnung aufzudecken, wenn eine weitere Analyse unternommen würde. D a s Z i e l d e r v o r l i e g e n d e n A r b e i t i s t e s, d i e B l u t b e w e g u n g i m G e ä d e r u n d d i e B l u t v e r t e i l u n g i m F l ü g e l z u u n t e r s u c h e n u n d f e s t z u s t e l l e n, o b z w i-

schen diesen Faktoren und der Querbindenbildung weitere Zusammenhänge bestehen.

2. *Allgemeines zu Material und Methode.*

Alle Experimente und Beobachtungen wurden an *Ephestia kuehniella Z.* durchgeführt, von der vor allem eine Wildrasse *(„Siebenbürgen"-Sbg)* und eine schwarze Form *(XIX)*, die im hiesigen Institut u.a. zur Verfügung stehen, benutzt wurden. Die Zuchttemperaturen waren 18° oder 25°. Während die Temperatur von 18° die optimale Zuchttemperatur ist, wird die Entwicklungszeit bei 25° abgekürzt, ohne dass das Zeichnungsmuster irgendwelche Veränderungen erleidet

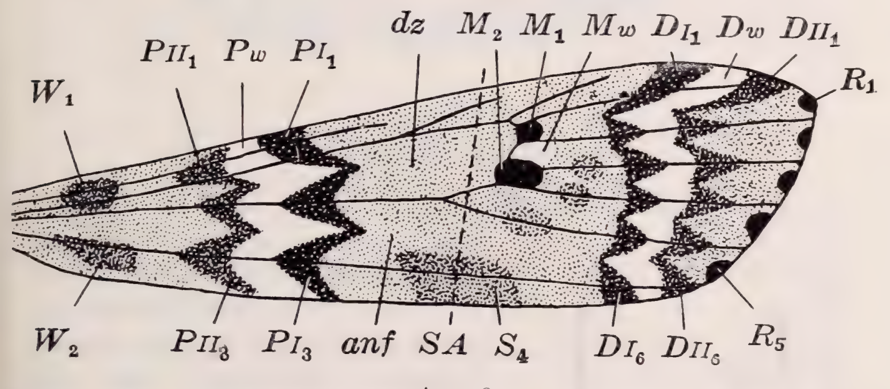


ABB. 3.

Imaginalflügel von *Ephestia kuehniella* Z. mit dem Schema der Flügelzeichnung.

SA = Symmetrieachse; W = Wurzelflecken; DI = innere, DII = äussere Distalbinden, 1-6 = die Einzelflecken derselben; PI = innere, PII = äussere Proximalbinden, 1-3 = die Einzelflecken derselben; R_1-$_5$ = Randflecken; M = Mittelflecken; S_1-$_4$ = Schattenflecken; dz = Discoidalzelle; anf = Analisfeld; w als Index = « weiss ».

(KÖHLER, 1932.). Nähere Angaben über Zucht und Zuchtbedingungen sind der Arbeit von KÜHN und HENKE (1929) zu entnehmen.

In der gleichen Arbeit ist eine ausführliche Beschreibung des Zeichnungsmusters von *Ephestia* zu finden, die in ihren wesentlichen Teilen auch in der übrigen *Ephestia*-Literatur wiederholt wurde, sodass ich mich hier darauf beschränke, das Musterschema mit den Bezeichnungen der einzelnen Elemente zu reproduzieren (Abb. 3.).

Abb. 4 zeigt einen Puppenflügel mit dem Lakunensystem und darauf projiziert die ungefähre Lage der Orte, an denen die Querbindenzeichnung, bezw. die einzelnen Pfeilflecken angelegt werden. Beim Vergleich dieser Abbildung mit Abb. 3 wird sehr deutlich, dass jene Lakunen und Tracheen, die mit der Verpuppung zu dege-

nerieren beginnen, keine unmittelbare Beziehung zum Zeichnungsmuster haben. Es sind dies Media und Analis, die keine Pfeilflecken



Abb. 4.

Projektion der späteren Querbinden auf den jungen Puppenflügel mit Lakunensystem.

tragen; auch füllt der Randfleck R5 das Gebiet zwischen Axillaris *a* und Cubitus 2 aus, ohne von der Existenz der Analislakune beeinflusst zu werden. Diese Umstände sprechen dafür, dass die Anlage der Musterelemente stattfindet, wenn die Degeneration von Media und Analis weit fortgeschritten ist. Es kann diesen Adern zu jenem Zeitpunkt nicht mehr die physiologische Bedeutung zukommen, die die übrigen Adern offenbar für die Musteranlage besitzen.

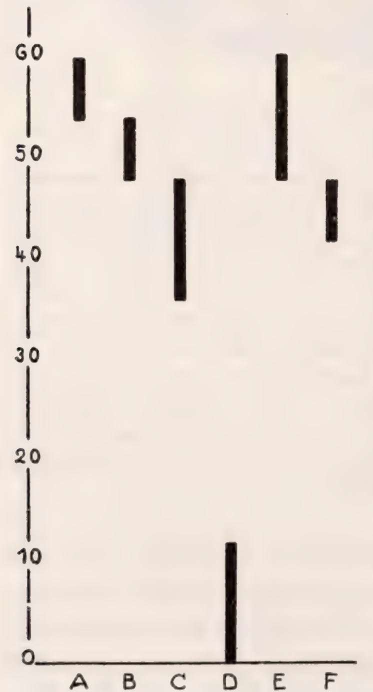


Abb. 5.

Perioden der maximalen Abänderbarkeit des Querbindenmusters durch verschiedene experimentelle Eingriffe.

A = Querbindenverschiebung (Feldotto); B = Veränderung der Querbindenstärke (Feldotto); C = Veränderung der Querbindenbreite (Strohl u. Köhler); D = Querbindenverschiebung durch UV Strahlen (Köhler;) E = Querbindenverschiebung nach lokaler Hitzewirkung (Köhler); F = erstes Auftreten differentieller Mitosen, die der Schuppenblidung vorangehen.

In Abb. 5 wird versucht, in einer graphischen Darstellung die Zeiträume anzugeben, in denen bisher Veränderungen der Flügelzeichung bei *Ephestia* erzielt wurden. Daneben sind noch die Zeiten einiger anderer Entwicklungsvorgänge des Flügels eingetragen. Diese Darstellung soll vor allem darauf hinweisen, dass der Beginn der Puppenruhe auch mit dem Beginn der Musterdeterminationsvorgänge zusammenfallen dürfte.

Die in meiner Arbeit immer wieder herangezogene Injektionsmethode benutzt die gleiche einfache Apparatur, die schon anlässlich der *Colchicin*-Experimente erwähnt wurde. Es ist die gleiche, die ZELLER 1938 beschrieben und verwendet hat. Auch der Injektionsort ist, wenn nicht ausdrücklich anders angegeben, ein Zwischenraum zwischen zwei Abdominalsegmenten, meistens der zwischen dem 3. und 4. Segment. Die Nadel wird auf der Seite des Tieres eingestochen, meistens auf der rechten Seite.

DIE BLUTBEWEGUNG IM FLÜGEL

1. *Das Lakunensystem in der Flügelwurzel als Zu- und Abfuhrweg der Hämolymphe.*

In der Abb. 35 *a* der Arbeit von KÖHLER (1932) ist das Lakunensystem der jungen Puppe dargestellt, ebenso in der Arbeit von KÜHN und ENGELHARDT (1933) in Abb. 2; aus beiden Zeichnungen wird jedoch nicht klar, wie die Verhältnisse in der Flügelwurzel selbst sind. Diese Frage an Totalpräparaten des Flügels zu klären, ist kaum möglich, da dabei die betreffende Partie zerstört wird; deshalb habe ich versucht, durch Injektion stärker konzentrierter Tuschesuspension diese Zone mit Tusche zu füllen, um so den Ursprung der Flügellakunen besser erkennen zu können. Nach einigen Versuchen gelang es mir, von einem injizierten lebenden Tier im Puppenalter von 18 Stunden eine Zeichnung zu machen. (Abb. 6.)

Aus der Abbildung geht hervor, dass Subcosta und Radius aus einer im vorderen Teil der Flügelwurzel gelegenen Lakune gemeinsam entspringen, während ein grosser Lakunenraum im hinteren Teil der Flügelwurzel gemeinsamer Ursprungsort für Cubitus, Axillaris *a* und *b* und Hinterrandlakune ist.

Die Lakunen, in denen die Tracheen Media und Analis verlaufen, sind so eng, dass man oft den Eindruck haben kann, sie

seien bereits vollständig reduziert. Man sieht aber Reste von ihnen noch recht gut in 1 bis 2 Tage alten, mit Tusche injizierten Puppen, wenn auch nicht immer mehr in ihrer ganzen Länge. Beide Lakunen entspringen ebenfalls dem hinteren grossen Lakunenstamm.

Es bestehen also zwei Hauptlakunenstämme, ein vorderer und ein hinterer. Der vordere soll als Radialstamm, der hintere als Axillarstamm be-

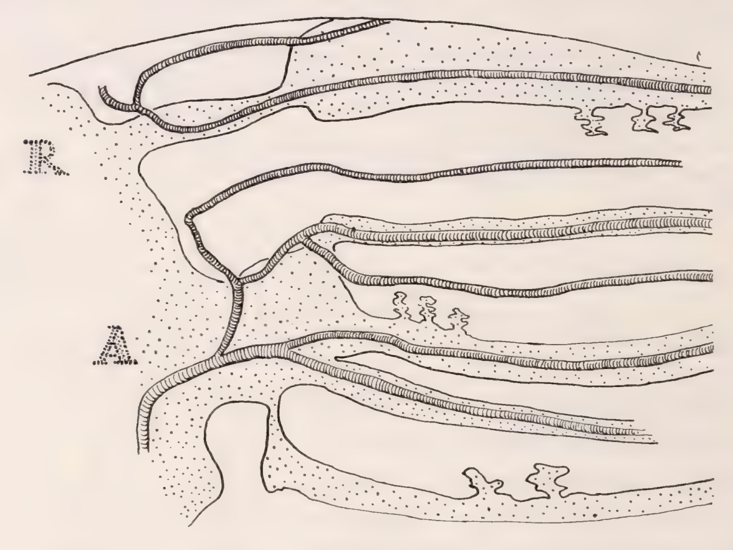


Abb. 6.

Lakunen- und Tracheenverzweigung im Wurzelteil der Puppe.
R = Radialstamm; A = Axillarstamm; punktiert = Lakunenraum; schraffiert = Tracheen.

zeichnet werden. Diese beiden Hohlräume kommen für die Zu- und Abfuhr der Hämolymphe in Frage: aus dem Radialstamm gelangt sie in die Vorderrandlakune, in den Radius und später in die Querader, der Axillarstamm verteilt das Blut in Media, Cubitus, Analis, in die Axillaris *a* und *b* und in die Hinterrandlakune.

Der Weg, den die Hämolymphe weiterhin im Flügel nimmt, soll im nächsten Abschnitt beschrieben werden.

2. *Weg der Hämolymphe im Flügel.*

Zur Sichtbarmachung des Blutstromes wurden Tieren im ersten Tag der Puppenruhe Tuschesuspensionen injiziert. Die Suspension wurde so hergestellt, dass in einem Schälchen mit einer kleinen

Menge „Holtfreterlösung" chinesische Tusche in fester Stäbchenform angerieben wurde, bis die Flüssigkeit auf Fliesspapier aufgetropft einen dunkelgrauen Fleck hinterliess.

Während ZELLERS Arbeitsweise darin bestand, dass die Bewegung der mit Tusche beladenen Phagozyten im Flügel verfolgt wurde, beachtete ich vor allem den mit Tusche versetzten Blutstrom selbst. Der Weg, den die Hämolymphe nimmt, wird durch die Tusche immer sehr deutlich markiert, da sich die Tuschepartikel überall an den Rändern der Lakunen festsetzen. Solche Tiere können auch, wenn sie im geeigneten Zeitpunkt fixiert und die Flügel herauspräpariert werden, Totalpräparate liefern, in denen der Weg des Blutstromes aus der Tuschespur exakt herausgelesen werden kann. Der Nachteil dieser Präparate besteht darin, dass die Tusche sich so frühzeitig im Flügel absetzt, dass ein vollständiges Bild des Blutweges nicht erhalten werden kann; die hinteren und distalen Flügelteile werden selten erreicht und nie vollständig von der Tusche durchströmt. Gerade dieser Umstand veranlasste ZELLER, die mit Tusche beladenen Phagozyten zu verfolgen; da diese aber wenig zahlreich sind und sich doch früher oder später irgendwo im Flügel festsetzen, entgingen ihm wesentliche Komponenten des Gesamtbewegungsprozesses, die ich glaube, sichtbar machen zu können.

Dass die Injektion von Tusche in die Leibeshöhle den Weg, den die Hämolymphe normalerweise nimmt, verändern könnte, erscheint sehr unwahrscheinlich, da bei allen 98 beobachteten Tieren die Ergebnisse grundsätzlich gleichartig waren; ferner kann die Erhöhung des Flüssigkeitsdruckes im Innern der Puppe, die vielleicht durch Injektion hervorgerufen wird, für die Verhältnisse im Flügel ausser Acht gelassen werden, da er sowohl durch einen geringen nachträglichen Hämolymphaustritt aus der Injektionswunde, als auch dadurch kompensiert werden dürfte, dass sich die ineinandergeschobenen Abdominalsegmente etwas auseinander ziehen.

Zunächst beschreibe ich meine Beobachtungen am lebenden Tier, gleich nach der Injektion. Das Blut dringt nicht in beide Lakunenstämme gleichzeitig ein, sondern nur entweder in den einen oder in den andern. In den allermeisten Fällen kann man beobachten, dass das Blut, nachdem es zunächst immer durch die Antenne

geströmt ist, zuerst im Radius und dann in der Querader erscheint. Diese Beobachtung hat auch ZELLER gemacht. Der hintere Flügelteil wird vom Axillarisstamm her erst wesentlich später versorgt. Diese Verspätung ist sehr variabel, sie kann fünf bis zwanzig Minuten betragen. Es kommt aber durchaus vor, dass auch nach Stunden noch nicht die geringste Spur von Tuschepartikeln in der Axillaris und der Hinterrandlakune zu beobachten ist, während sich in den vorderen Flügelpartien die Tusche schon längst an den Lakunenrändern und in den Lakunenverästelungen festgesetzt hat. Nur in seltenen Fällen dringt das Blut in die Axilaris schon nach wenigen Sekunden ein. Ganz ausnahmsweise ist ein Tuschestrom in den hinteren Lakunen zu sehen, bevor im Radius gefärbtes Blut auftaucht. Über die Verhältnisse in den vor dem Radius gelegenen Lakunen, also in Subcosta und vorderer Randlakune, kann nichts ausgesagt werden, da diese Teile des Flügels im Innern der Puppe, unter der Antenne verborgen sind .

Dass die Hämolymphe einmal durch den Radialstamm und dann wieder durch den Axillarstamm in den Flügel eindringt, ist nur dann verständlich, wenn wir die Tatsache beachten, dass die Hämolymphe nicht stetig vorwärtsströmt, sondern ständig hin und herpendelt. Auf diese wichtige Tatsache hat ZELLER hingewiesen.

Er beobachtete ein von basal nach distal gerichtetes starkes Vorfluten des Blutes, gefolgt von einem schwächeren, langsameren Zurückfluten. Diese „Schaukelbewegung“ bewirke eine Durchmischung und Erneuerung des Blutes im Flügel und erfolge in allen Längsadern gleichsinnig und gleichzeitig. Diese Beobachtung ist an sich richtig, sie bedarf aber der Ergänzung, dass diese gleichsinnigen und gleichzeitigen Phasen der Schaukelbewegung nicht in allen Adern die gleichlange Wegstrecke zurücklegen.

Die Durchblutungsbewegung zerfällt demnach in zwei Phasen: die erste, zentrifugale Phase stösst das Blut in den Flügel hinein, die zweite, zentripetale Phase zieht es aus dem Flügel heraus. In günstigen Fällen ist nun deutlich zu beobachten, dass die erste Phase, während sie das Blut im Radius weit distalwärts treibt, sich in der Axillaris viel schwächer auswirkt. Die hier durchflossene Wegstrecke macht nur $^1/_4$ bis $^1/_3$ derjenigen aus, die im Radius zurückgelegt wurde. Beim Übergang von der ersten, der zentrifugalen Phase, zur zweiten, der zentripetalen, kehrt sich nun dieses

Verhältnis um; aus dem hinteren Teil des Flügels, durch den Axillarstamm, strömt viel mehr Blut in den Körper zurück als aus dem Radialstamm. Die erste Phase dieser Schwenkbewegung führt also mehr Blut zum Radialstamm als zum Axillarstamm in den Flügel hinein, während die zweite Phase radial weniger als axial aus dem Flügel herausschafft. Aus dieser Beobachtung ergibt sich folgender Befund: das Blut bewegt sich in einer bestimmten Richtung durch den Flügel, wenn auch unter rhythmisch wiederkehrender Rückläufigkeit. Der Schwenkbewegung, die vor allem ins Auge fällt, ist also eine echte Zirkulationsbewegung gleichsam unterlagert.

Durch einen solchen Mechanismus ist der Effekt der Bluterneuerung im Flügel natürlich wesentlich grösser, als er dann wäre, wenn man annehmen müsste, dass das Hin- und Herfluten in allen Flügellakunen gleichmässig wäre. Die zusätzliche, tatsächliche Zirkulation stellt eine vergrösserte Sicherheit dar, dass neues Blut heran- und verbrauchtes abgeführt wird, als sie das blosse Hin- und Herspülen bieten würde. Vor allem wäre es auch gar nicht verständlich, dass, wie ZELLER selbst beschreibt, das mit Tusche gefärbte Blut schon nach zwei bis drei Stössen im Radius bis zur Querlakune gelangte, wenn nicht für diese relativ beträchtliche Blutmenge dadurch Platz geschaffen würde, dass auf der anderen Seite durch den Axillarstamm weit weniger Blut in den Flügel einströmt als dann im folgenden Rückstrom aus dem Flügel abgeführt wird.

Alle Fälle nun, in denen das Blut vom Axillarstamm her die hinteren Flügelpartien erreicht, haben zur Folge, dass die zentrifugale Phase der Schwenkbewegung, die das Blut aus dem Körper in den Flügel hineintreibt, ihre grössere Wirksamkeit auf den Axillarstamm verlegt und im Radialstamm weniger effektiv wird; dem entsprechend müsste sich auch die zentripetale, dem Körper zuströmende Phase derart umschalten, dass sie diesmal dem Radialstamm mehr Blut als dem Axillarstamm entzieht. Die Schwenkbewegung bleibt also bestehen, aber es muss die ihr unterlagerte Zirkulationsbewegung die entgegengesetzte Richtung einschlagen.

Es wurde auch die Frage erwogen, ob dieser Wechsel der Zirkulationsrichtung mit der häufig zu beobachtenden Rückläufigkeit des Pulses im Dorsalgefäss zusammenhänge; eine Antwort auf

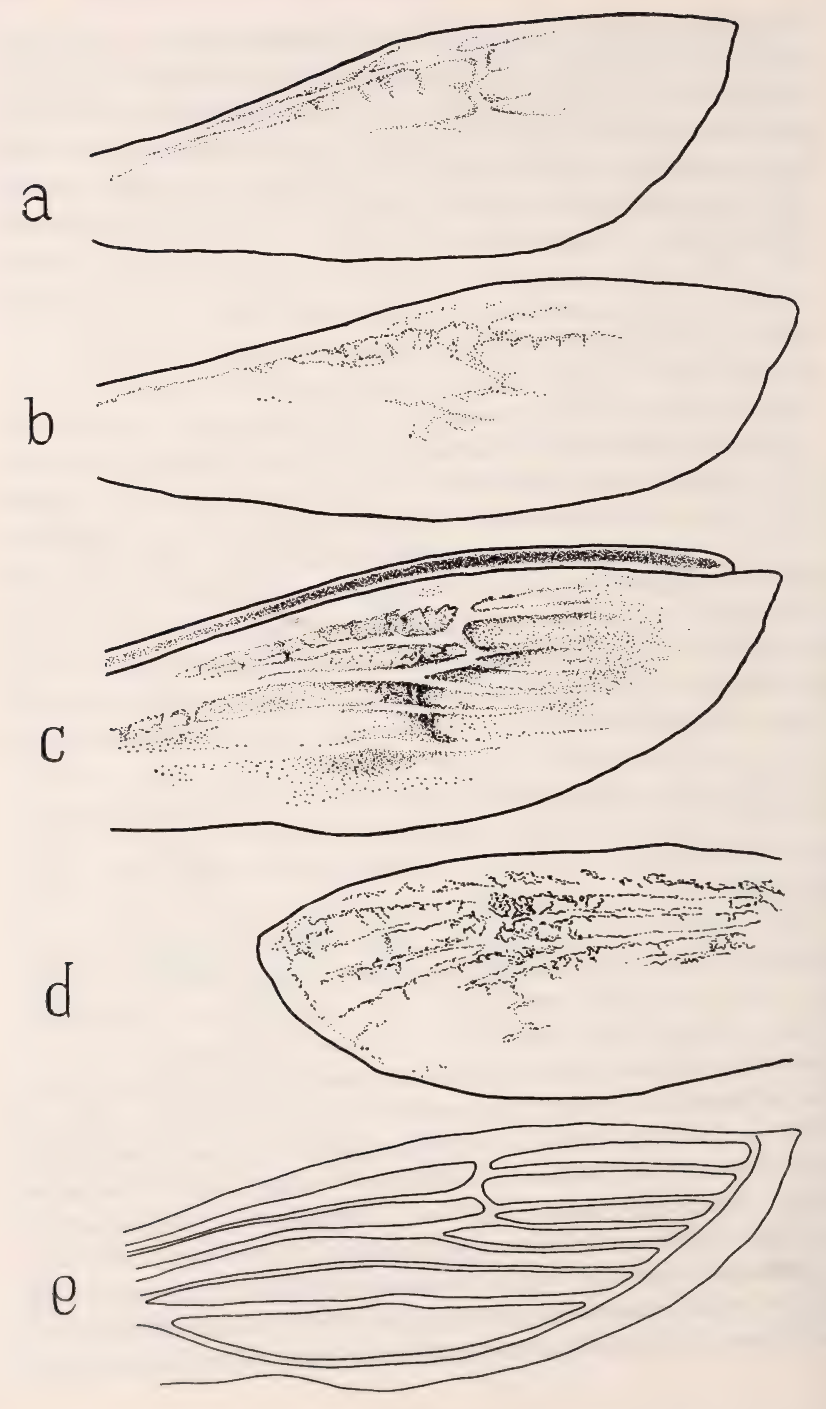


ABB. 7 *a-e*.
Weg der Hämolymphe durch den Flügel der jungen Puppe (0—12 Std.), markiert durch Tuscheablagerung. *e* = Lakunenschema.

diese Frage konnte ich aber nicht finden, da die gleichzeitige Beobachtung von Rückengefäss und Flügel kaum möglich ist, ohne das Tier zu drehen oder zu bewegen; solche mechanischen Reize würden aber immer zusätzliche, anormale Blutbewegungen bewirken. Die Ursache der Zirkulationsumkehr bleibt also unbekannt.

Hingegen steht die rhythmische Schwenkbewegung nach meinen Beobachtungen in keiner Beziehung zu den Pulsationen des Dorsalgefässes, sondern scheint von Muskelkontraktionen im Bereich der Flügelwurzel hervorgerufen zu werden. Solche Kontraktionen hat Zeller bei älteren Puppen direkt beobachten können (1938, p. 678). Es ist aber keineswegs so, dass der Flügel von einem ständigen Blutstrom durchflossen würde; häufig befindet sich die Hämolymphe im Flügel in voller Ruhe, und ich konnte dann beobachten, dass es zur Einleitung einer neuen Periode der Blutbewegung eines Impulses bedarf. Als soche Impulse wirkten einerseits die Atempumpbewegungen, die mitunter den Puppenkörper in wellenförmiger Kontraktion durchlaufen, andererseits alle übrigen Bewegungen der Puppe; solche Bewegungen können jederzeit durch vorsichtige Reizung mit einem Instrument hervorgerufen werden.

Haben die Lebendbeobachtungen uns vor allem Aufschluss über die Frage gegeben, auf welchen Wegen das Blut in den Flügel eintritt und wo es wieder austritt, so soll die Betrachtung der Dauerpräparate zeigen, auf welchen Bahnen das Blut den Flügel durchströmt. Dies sei an Hand der Abbildungen 7 *a-d* erläutert, die vier verschiedene Stadien der Durchblutung des Flügels darstellen. Die Zeichnungen sind mit Hilfe eines Zeichenapparates hergestellt, und zwar sind sie so im durchfallenden Licht gezeichnet, dass nur die im Flügel abgelagerten Tuschepartikel als schwarze Körnchen sichtbar blieben; alle Details der Flügelstruktur sind unterdrückt. Daher sind die Lakunen auch nur durch die in ihren Seitenwänden abgelagerten Tuschepartikel sichtbar, so dass also die Interpretation der Bilder sehr einfach ist: wo Tuschepartikel sichtbar sind, ist die gefärbte Lymphe vorbeigeströmt; weder die Lakunen ohne Tuschemarkierung oder ohne Tuscheablagerung an den Seitenwänden, noch die ungeschwärzten Zwischenadergebiete sind vom Tuscheblut durchströmt worden. Abb.7 *e* zeigt ein allgemeines Schema des Lakunenverlaufs, so dass die Tuscheablagerungen lokalisiert werden können.

Abb. 7 *a* zeigt, dass das Blut durch den Radius eingedrungen ist, zum Teil das Zwischenadergebiet zwischen Radius und Media infiltriert hat, den Radiusästen 1, 2 und 3 ein Stück weit gefolgt ist, zur Hauptsache aber in die Querlakune einströmt. Von dort aus ist Blut sowohl proximal als distalwärts in die Media und deren Aeste und in den Cubitus und dessen ersten Ast eingedrungen; besonders auffällig ist der beträchtliche Weg, den das Blut im Cubitus in proximaler Richtung zurückgelegt hat. Es erreicht so, gegen den Körper zurückströmend, eine Stelle im Cubitus, die, wie Abb. 7 *b* und *c* zeigen, der Ausgangspunkt zu einem weiteren Vordringen durch die Zwischenadergebiete zwischen Cubitus und Analis und Analis und Axillaris *a* darstellt. Obwohl also die Querlakune im Cubitus endet, setzt die Lymphe quer über denselben hinweg ihren Weg auf den Flügelhinterrand zu fort und benutzt dazu die zahlreichen engen Lakunenfortsätze, die durch die Zwischenadergebiete hindurchführen.

Abb. 7 *d* zeigt das Ablagerungsbild der von der Hämolymphe mitgeführten Tusche für den Fall, dass auch die distalen Partien des Flügels erreicht werden. Der Radius ist in seiner ganzen Länge bis zur Mündung in die Hinterrandlakune durchströmt worden; in dieser floss das Blut nach hinten und man sieht, wie einige Ausläufer vom distalen Ende her in Cubitus 2 und auch in die Axillaris *a* eingedrungen sind. Dieses Bild zeigt auch noch recht deutlich, dass aus dem Radius Blut nicht nur in der Gegend der Querlakune und durch die Hinterrandlakune abfliesst, sondern es sind noch zwei weitere Stellen zu bemerken, bei denen grössere Blutmengen durch die Zwischenadergebiete hindurch auf den Hinterrand des Flügels zuströmen; die erste dieser Stellen liegt ungefähr in der Mitte zwischen der Flügelwurzel und der Querader, die zweite halbwegs zwischen Querader und Hinterrandlakune.

Abb. 8 zeigt einen der seltenen Fälle, in denen der Blutstrom — wie direkt beobachtet werden konnte — zunächst durch die Axillaris *a* und die Hinterrandlakune in den Flügel eingedrungen war; daneben wurde auch Axillaris *b*, eine sonst stark reduzierte Lakune, deutlich geschwärzt; kurz darauf schaltete die Zirkulationsbewegung wieder auf ihren normalen Modus um und strömte sehr weit im Radius distalwärts, indem die Hauptmenge der Tusche sogar an der Querader, in der sie sich sonst zu verteilen pflegt, vorbei schoss und in dem Zwischenadergebiet zwischen Radius 4

und Media 1 sich festsetze, kleinere Mengen über die Randlakune in die Mündungen von Media 3 und Cubitus 1 einführend. Während dieser Vorgänge wurde keine geschwärzte Lymphe mehr durch die Axillar- und Hinterrandlakunen in den Flügel eingeführt.

Auf Grund der bisher beschriebenen Tuscheversuche lässt sich zusammenfassend der Weg des Blutes so darstellen: das Blut strömt durch den Radius in den Flügel ein, erreicht die Querader und bewegt sich von dort quer über den Flügel auf den Hinterrand zu. Dieser erste Teil der Zirkulation ist durch die Tuschebilder

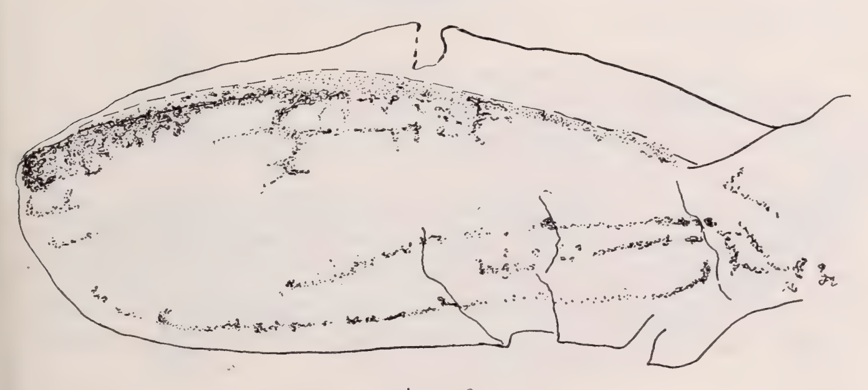


Abb. 8.

Eindringen von Hämolymphe in den Axillarstamm, darauf in den Radialstamm; durch Tuscheablagerung markiert. (Puppenalter 0—6 Std.)

gut sichtbar zu machen; auf dem weiteren Weg entzieht sich das Blut der Beobachtung, da es nun die mitgeführten Tuschepartikel abgelagert hat. Die quer durchströmte Flügelbreite hat auf das Blut wie ein Filter gewirkt.

Um diesem Übelstand abzuhelfen, wurde der Versuch gemacht, den Blustrom erst dann durch Tusche sichtbar zu machen, nachdem er schon in den Flügel eingedrungen ist. Abb. 9 zeigt einen Flügel, der direkt injiziert wurde, und zwar liegt die Injektionstelle am distalen Rand in der Gegend der Mündung der Analis in die Randlakune (Pfeil).

Die Vermutung bestätigend, dass das Blut vornehmlich durch die hinteren Lakunen den Flügel verlässt, sind diese geschwärzt, während im Radius nur ganz geringe Tuschemengen in die Gegend proximal der Querader vorgedrungen sind. Die Hauptmasse der

Tusche hat sich in den distalen Teilen des Flügels so rasch verteilt, dass dort nähere Differenzierungen nicht wahrzunehmen sind. Dieser Umstand lässt nun befürchten, dass der Druck, mit dem die



Abb. 9.
Injektion von Tusche in den distalen Rand des Flügels.

Injektionsmasse in den Flügel hineingepresst wurde, so stark gewesen sein könnte, dass das Versuchsergebnis kein Bild der normalen Verhältnisse bilden konnte. Der Versuch wurde daher ohne Injektion wiederholt, indem nach dem Verfahren von Brocher (1920) ein Tropfen Tusche auf eine kleine Verletzung aufgesetzt



Abb. 10.
Der Hämolymphstrom befördert im Axillarteil des Flügels Tusche vom distalen Rand zur Flügelwurzel. (Puppenalter 6—12.)

wurde, die durch den Einstich einer feinen Nadel herbeigeführt wurde. Das unter dieser Oeffnung vorbeiströmende Blut vermischt sich mit dem aufgesetzten Tropfen und wird dadurch sichtbar gemacht. Das Resultat dieser Versuche wird durch Abb.10 charakterisiert.

Cubitus 2, der dicht über der Einstichstelle liegt, ist in seinem distalen Teil geschwärzt; ebenfalls sind die Zwischenadergebiete zwischen Cubitus 2 und Analis sowie zwischen Analis und Axillaris *a* mit Tusche infiltriert; ein Zurückströmen auf die Flügelwurzel hin findet nur in Axillaris *a* und der Hinterrandlakune statt. Es bestätigt sich also, dass die Tusche, auf eine Verletzung der distalen Flügelpartie aufgesetzt, nur die Flügelabschnitte durchströmt, die zwischen der Verletzung und dem Flügelhinterrand liegen, und dass die Flüssigkeit — Tusche oder Hämolymphe — durch Axillaris *a* und Hinterrandlakune zum Flügel hinausbefördert werden, obwohl

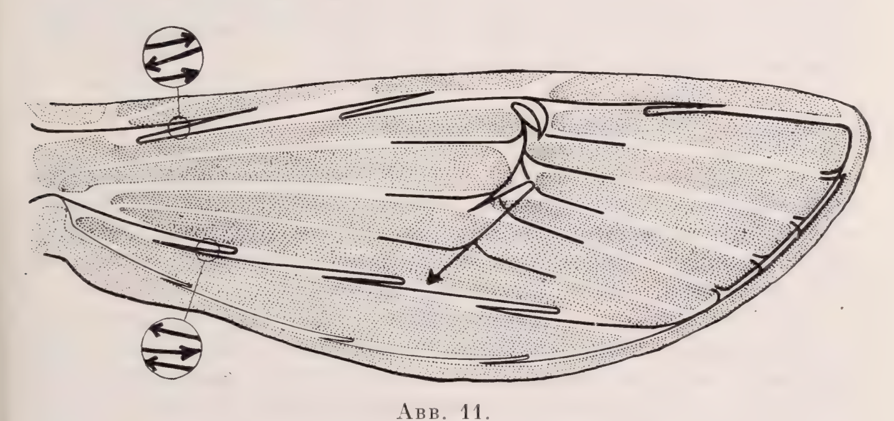


Abb. 11.
Schema der Hämolymphbewegung durch den Flügel.

sich auch hier die doppelphasige Schwenkbewegung bemerkbar macht, indem geringe Tuschemengen in der entgegengesetzten Richtung, in der Richtung auf die radialen Flügelpartien hin, nachweisbar sind.

Abb. 11 zeigt nun eine schematische Zusammenfassung und Darstellung der Gesamtbewegung durch den Flügel auf Grund der beschriebenen Beobachtungen und Präparate. Es ist sowohl die Gesamtzirkulation gezeigt, als auch die innerhalb derselben sich rhythmisch wiederholende Rückläufigkeit der Lymphe. Durch die Darstellung dieser Rückläufigkeiten soll Einblick in den Zusammenhang des stossweisen Fortschreitens im Flügel gegeben werden; Länge und Reichweite der einzelnen Abschnitte sind willkürlich gewählt. Wesentlich ist, dass die vorwärts führende Wegstrecke immer länger als die rückläufige ist. Je einer der distalwärts weisen-

den Pfeile im Wurzelteil des Radialstammes zeigt eine Phase der Blutbewegung an, die gleichzeitig abläuft mit der ebenfalls distal gerichteten Bewegungsphase im Axillarstamm. Auf der isolierten Beobachtung dieses Umstandes beruht die Ansicht ZELLERS, dass das Blut im Puppenflügel nicht zirkuliere, sondern nur hin und her spüle!

Sowohl das Schema als auch meine Beobachtungen geben keinen Aufschluss über die Bewegungen, die im Mittelteil des Flügels herrschen und die die Verbindung herstellen müssen zwischen den beiden grossen einführenden und ausführenden Hauptströmen; sicher ist nur — wie Tuscheschwärzungen in Abb. 7*c* zeigen — dass aus der Querader ein die Zwischenadergebiete durchsetzender Strom die Axillaris *a* erreicht.

3. *Verteilung der Blutzellen im Flügel.*

Im Zusammenhang mit der Analyse der Blutbewegung im Flügel hatte ich den Versuch unternommen, die Verteilung der Zellbestandteile der Hämolymphe im Flügel zu eruieren; mit diesem Problem hatte sich schon ZELLER befasst, doch liessen seine Ergebnisse keine sicheren Schlüsse auf irgendwelche Beziehung zum Muster zu.

Die Grundlage dieser Problemstellung liegt in der Tatsache, dass die Blutzellen nicht etwa, dem flüssigen Blutplasma folgend, den Flügel passieren, sondern sie setzen sich, aus den grossen Lakunenräumen in die Kanälchen der Zwischenadergebiete eindringend, an deren Wandungen, den Mittelmembranen, fest; darauf unterliegen sie einer Degeneration oder Resorption und ihre Reste gelangen über die mit der Mittelmembran verbundenen Plasmafortsätze zu den Epithelzellen. (ZELLER, 1938.)

So stellt sich also die Frage, ob der Blutstrom durch eine differenzielle Versorgung bestimmter Flügelteile mit Blutzellen imstande ist, die späteren Farbdifferenzen der Musterareale der Flügelzeichnung hervorzurufen; eine positive Antwort müsste aus einer gesetzmässigen, unterschiedlichen Verteilung der Blutzellen im Flügel entnommen werden.

Die Abbildungen 12 zeigen drei Flügel von Tieren, die, mit einer schwachen Tuschelösung injiziert, fixiert wurden, nachdem die Tusche von den phagozytierenden Blutzellen aufgenommen worden war. Der Unterschied dieser Präparate zu den in Abb. 7 dargestellten besteht darin, dass die Tuschepartikel nicht mehr frei im Blute verteilt sind, sondern sich im Innern der Blutzellen

befinden, sodass diese als geschwärzte Pünktchen in ihrer Verteilung über den Flügel sichtbar werden.

Alle drei Bilder zeigen keinerlei Häufigkeitsdifferenzen; die Verteilung der Zellen auf der Flügelfläche ist zufallsmässig, gleichmässig. Ich glaube daher den Schluss ziehen zu dürfen, dass es aussichtslos ist, selbst in einem grösseren, statistisch bearbeiteten

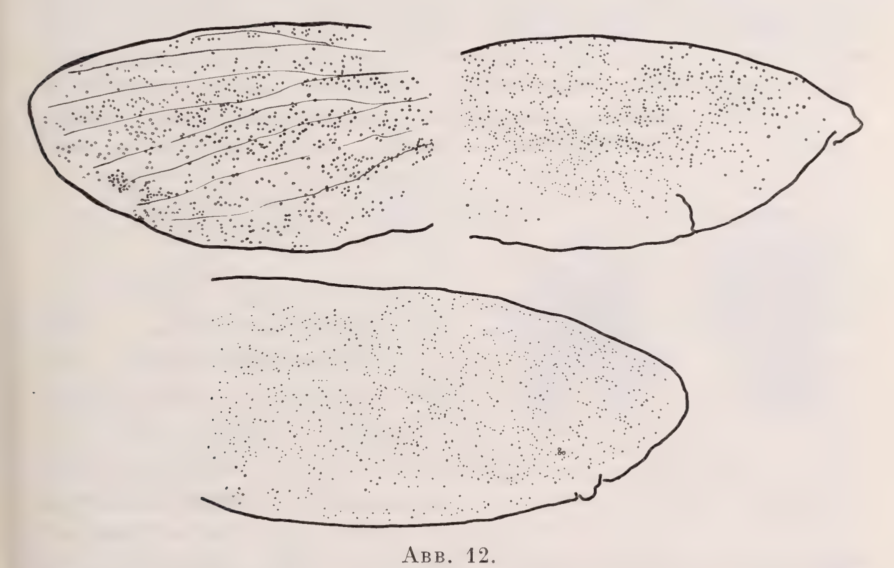


ABB. 12.

Verteilung der Blutzellen in 3 Flügeln; die Zellen sind durch phagozytierte Tusche sichtbar gemacht.

Material eine Beziehung der Zellverteilung zu präsumptiven Musterarealen aufzufinden.

Vitalfarbinjektion.

Wie die Experimente mit Tuscheinjektion gezeigt haben, geben sie nur einen teilweisen Aufschluss über die Strömungsverhältnisse des Blutes im Puppenflügel, da die Tusche in kurzer Zeit entweder phagozytiert oder in den Lakunenfortsätzen der Zwischenadergebiete festgehalten wird.

Der Hämolymphstrom wird also rasch wieder farblos und kann auf seinem weiteren Wege nicht mehr verfolgt werden. Deshalb wurden Versuche gemacht, mit der Injektion echter Farbstofflösungen weitere

Klärungen zu erzielen. Es wurden *Bismarkbraun*, *Trypanblau*, *Neutralrot*, *Nilblausulfat* und *Methylenblau* verwendet. Doch stellte sich heraus, dass wegen der raschen Verteilung der Farbe im ganzen Puppenkörper die in den Flügel einströmende, gefärbte Hämolymphe sich genau so wenig von der Farbe des Körperinhaltes abhebt, wie das beim ungefärbten Blut selbst der Fall ist. Daher wurde der Versuch gemacht, die Tiere bald nach der Injektion zu fixieren, um analog den Tuscheinjektions- Totalpräparaten Bilder zu erhalten, in denen nur die Lakunen oder ihre unmittelbare Umgebung gefärbt sind. Da aber die Diffusion der Farblösungen in den lockeren Epithelien des Flügels viel zu rasch vor sich geht, als dass sie von der eindringenden Fixierungsflüssigkeit rechtzeitig gestoppt werden könnte, wurde dieses Ziel nicht erreicht.

Bei diesen Versuchen wurde aber ein unvorhergesehenes Phänomen beobachtet, das im folgenden beschrieben werden soll, da es einige Hinweise über die Bedeutung der Vorgänge beim Einströmen des Blutes in den Flügel geben kann.

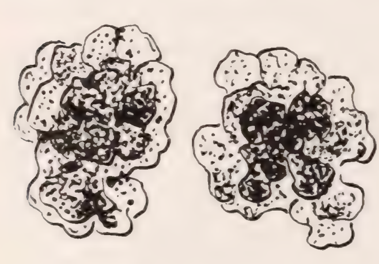


Abb. 13.
Nilblau-Sublimatkörnchen.

Tiere, die mit Nilblausulfatlösung injiziert wurden, — 1 Teil einer kräftigen Farblösung (1 gr: 100 ccm H_2O) in 3 Teilen Holtfreterlösung — zeigten nach Fixierung in sublimathaltigen Fixierungsmitteln — verwendet wurden *Susa-Heidenhain* und *Müller'sche Flüssigkeit* — in eigentümlicher Weise im Flügel verteilte, leuchtend blaue Körper (Abb. 13).

Ihre Grösse ist ausserordentlich variabel, sie kann von der kleinster, mikroskopisch sichtbarer Körnchen bis zu makroskopischer Sichtbarkeit gehen. Ihre Farbe ist blaugrünlich, wie die einer schwächeren Nilblausulfatlösung, und ihre Form ist mehr oder weniger rundlich und meistens unregelmässig kugelig zusammengesetzt.

Die naheliegende Vermutung, dass es sich um die als Fixierungsartefakte bekannten Sublimatniederschläge handeln könnte, schien mit Form und Farbe der Körnchen nicht überein zu stimmen. Die blaue Farbe des Niederschlags zeigte vielmehr, dass das Nilblausulfat an ihm wesentlich mitbeteiligt sein muss. Daran knüpfen sich zwei andere Erklärungsversuche. Erstens, dass bestimmte Zellen, die mit Nilblausulfat gefärbt sind, von der Sublimatfixierung in spezieller Weise erfasst und vor den übrigen Gewebs-

elementen herausgehoben würden; diese Vermutung ist sicher falsch, da keine Kern- und Plasmabereiche zu unterscheiden sind, und die Grössenunterschiede und die Mannigfaltigkeit der Form der Körnchen gegen ihre Natur als Zellelemente sprechen. Am wahrscheinlichsten ist eine andere Annahme: dass diese Körper die Niederschläge eines Komplexsalzes sind, das sich aus der Vereinigung von Nilblausulfat mit Sublimat in Gegenwart von Kochsalz ergeben könnte; es würde sich zunächst ein Quecksilbertetrachloridanion ergeben, das an die Stelle des mit dem Nilblaukation verbundenen Sulfatanions treten würde, um so einen Nilblau-Quecksilbertetrachlor-Niederschlag zu bilden [1].

Als diese Annahme im Reagenzglas nachgeprüft wurde, indem einer Nilblausulfatlösung das Susa-Heidenhain'sche Fixierungsgemisch in ungefähr gleicher Menge zugesetzt wurde, ergab sich zwar sehr bald ein Tyndalleffekt, zu einem deutlichen Niederschlag kam es jedoch erst in ca 2 Tagen. In den oben beschriebenen Injektions-Fixierungsversuchen bildeten sich die Körnchen jedoch schon nach 6 Stunden und wurden dort auch viel kompakter und grösser. Diese Tatsache erklärt sich leicht aus dem Umstand, dass viele organische Umsetzungen in kolloidalem Milieu rascher vor sich gehen als in wässriger Lösung. Hieran anschliessend wurde folgender Versuch unternommen: einer Gelatinelösung wurde Nilblausulfatlösung zugesetzt und in einem Glasschälchen ihr Erstarren abgewartet; dann wurde auf diese Gelatine ein Tropfen Susalösung gegeben. Nach 24 Stdn war die Zone, in die der Susatropfen diffundiert war, voll besetzt mit den gleichen Nilblaukörpern, die in den Flügelpräparaten beobachtet wurden. Diese Niederschläge waren gleichmässig rings um den Tropfen verteilt. Es steht also fest, dass die Nilblausulfat-Sublimat-Reaktion in kolloidalem Milieu rascher verläuft.

Bevor nun die besondere Verteilung dieser Fixierungsniederschläge auf dem Puppenflügel geschildert werden soll, muss die Methode dargestellt werden, die zur Erfassung solcher Verteilungsdifferenzen innerhalb einer Fläche angewandt wurde.

Köhler hat 1938 zur statistischen Untersuchung der Verteilung von Mitosen auf dem Puppenflügel eine Methode ausgearbeitet. Die von ihm

---

[1] Die Formel für diesen Vorgang, deren Aufstellung ich Herrn Prof. R. Wizinger verdanke, hat folgendes Aussehen:

$$Hg^{\cdot\cdot}\, Cl_2^{-} + 2\,Na^{\cdot}\, 2\,Cl^{-} \longrightarrow 2\,Na^{\cdot} + \underline{(HgCl_4)^{=}}$$

$$2\,\text{Nilblau}^{\cdot} + SO_4^{=} + 2\,Na^{\cdot} + (HgCl_4)^{=} \longrightarrow \underline{(\text{Nilblau})^{\cdot}_2\,(HgCl_4)^{=}}\downarrow + 2Na^{\cdot} + SO_4^{=}$$

benutzte Einteilung des Flügels in eine Reihe von quer über den Flügel verlaufenden Arealen bietet zwar die Möglichkeit, Unterschiede in der Verteilungsdichte zwischen der Flügelwurzel und dem distalen Rand zu erfassen, versagt aber, wenn es sich darum handeln soll, auch solche Differenzen, die in der Richtung vom Vorderrand zum Hinterrand liegen, festzustellen. Um dem zu begegnen, wurde von mir ein Einteilungsschema ausgearbeitet, das auf der Annahme von drei Fixpunkten im Flügel beruht, und von ihnen ausgehend, ein Netz über den Flügel gebreitet, dessen einzelne Felder mit den entsprechenden Feldern eines anderen Flügels verglichen werden können, gleichgültig welche Grösse oder Form die im Puppenalter relativ variablen Flügel haben mögen. Da ein solches trigonometrisches Netz sich auf 3 anatomisch gegebene Punkte gründet — Lakunen—Mündungs- und Verzweigungs-

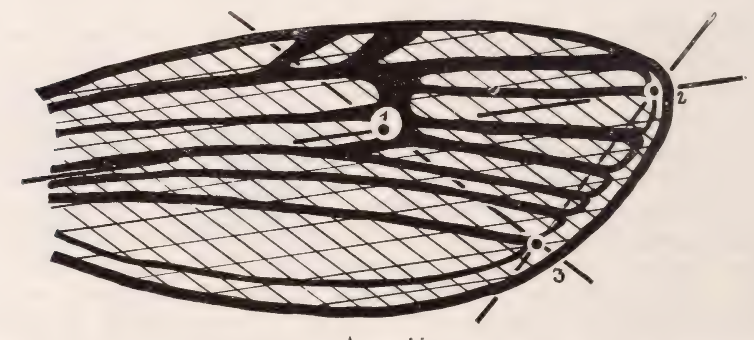


Abb. 14.

Einteilungsschema eines Puppenflügels zur Erfassung von Verteilungsdifferenzen.

stellen —, wird es in einem höheren Masse den Formvariationen des Flügels gerecht, als das Köhler'sche Schema; seine Genauigkeit wird begrenzt einmal durch die Exaktheit des Zeichnens und Konstruierens, zum anderen aber dadurch, dass wohl selbst 3 anatomisch gegebene Punkte nicht ausreichen, eine organische und dazu in Entwicklung und Veränderung begriffene Form festzulegen.

Abb. 14 zeigt einen Flügel, der auf diese Weise mit dem Auszählungsschema versehen wurde. Die 3 benutzten Fixpunkte sind: 1. Der distalste Punkt des Zwischenlakunenfeldes zwischen Media und Cubitus; dieser Punkt liegt auf der proximalen Seite der Discoidalquerlakune, gegenüber der Mündung des zweiten Mediaastes in die Querlakune. 2. Der Punkt in der Mitte der Mündung des ersten Mediaastes in die Randlakune. 3. Der Punkt in der Mitte der Mündung der Axillaris *a* in die Randlakune. Das Auszählungsnetz wurde nun so konstruiert, dass die Gerade von 1) nach 2) in zehn Teile geteilt wurde und ihre Fortsetzung über 1) in proximaler Richtung mit diesen so gewonnenen Einheiten soweit unterteilt wurde, als es nötig war. Sodann

wurde die Gerade von 2) nach 3) in fünf Teile geteilt. Dann wird die Linie von 3) nach 1) gezeichnet und zu ihr durch alle Teilpunkte der Linie 1)—2) Parallelen gezogen. Diese Linien kreuzen sich mit den, durch die fünf Teilpunkte der Linie 2)—3) gelegten Parallelen zu 1)—2). So erhält man über dem Flügel ein Netz gleichgrosser Parallelogramme.

Auf diese Weise wurden 46 Flügel mit Nilblausulfat injizierter und in Susalösung fixierter Tiere der Altersstadien 0 bis 24 Stunden ausgezählt. Das gewonnene Zahlenmaterial diente als Grundlage einer graphischen Darstellung, bei der in einem Flügel, der mit

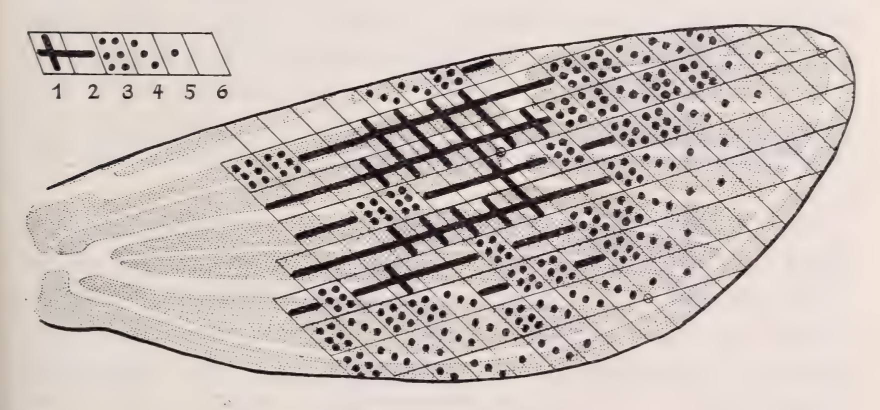


Abb. 15.

Verteilung der Nilblau-Sublimat-Körper über den Puppenflügel (0—24 Std).

1	2	3	4	5	6
über 100	80-99	60-79	40-59	20-39	unter 20

dem Auszählungsnetz überzogen wurde, die einzelnen Felder entsprechend der Häufigkeit der Nilblau-Sublimat-Körper markiert wurden.

So wurde ein Bild von der verschiedenen Dichte der Nilblaukörper in den einzelnen Flügelarealen erhalten. (Abb. 15.)

Es zeigt sich deutlich, dass die grössten Häufigkeiten in der Umgebung der Discoidalquerlakune zu finden sind. Dass es die Zwischenadergebiete und nicht die Lakunenräume selbst sind, in denen sich die Niederschläge vor allem bilden, geht daraus hervor, dass solche Felder, die grösstenteils auf einer Lakune liegen, meist auch zu einer niederen Häufigkeitsgruppe gehören als benachbarte Felder, die aber ganz über einem Zwischenadergebiet

liegen. Die Dichte der Nilblaukörper nimmt nach dem Distalrand und nach dem Hinterrand ab. Die Abnahme in der Richtung auf die Flügelwurzel wird weniger deutlich, jedoch kommen auch in dieser Richtung die höchsten Werte (100 und mehr) nicht vor. Das Zentrum, von dem die Verbreitung der Niederschlagskörper also seinen Ausgang nimmt, ist dasselbe Gebiet, in dem sich auch die Hauptmasse der Hämolymphe, bezw. die von ihr transportierte Tusche über den Flügel ausbreitete. Auch diese Versuche bestätigen also die Beobachtung, dass der Weg, auf dem das Blut oder von ihm mitgeführte Substanzen in den Flügel vornehmlich eindringen, der Weg durch Radius und Querlakune ist. Von hier aus sickern sie durch die Zwischenadergebiete quer durch den Flügel in Richtung auf den Hinterrand, wobei sie sich nach den beiden Seiten ebenfalls verteilen.

Die Gleichartigkeit dieser Erscheinung mit derjenigen, die Kühn und Engelhardt (1933) angegeben haben, und die sie als „Determinationsstrom" bezeichneten, ist augenfällig. Eine Paralelle zu dem von ihnen vermuteten, vom Hinterrand des Flügels kommenden Determinationsstroms, der mit dem vom Vorderrand kommenden im Analisgebiet sich vereinigen soll, liess sich allerdings nicht auffinden. Das mag nun daher kommen, dass Hämolymphströme, die in den Flügel durch die Axillaris *a* oder durch die Hinterrandlakune eindringen, sehr viel seltener sind als die, die vom Radius her kommen. Sie mögen also in meiner statistischen Zusammenfassung keine genügende Rolle gespielt haben. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, dass der Rand des Ausbreitungsgebietes der Nilblausublimatniederschläge in der Gegend des Flügelhinterrandes ungefähr die Analis zur Tangente hat, jene Gegend gerade, für die auch Kühn das Zusammenfliessen der beiden Determinationsströme annimmt. Es ist dies auch das Gebiet, in dem Köhler (1941) eine Verschmelzung der beiden Querbinden durch Ultraviolettbestrahlung herbeiführen konnte („Analis-Brücke").

Nach alledem erscheint die Ausbreitungsbewegung der Hämolymphe im Flügel als ein Prozess, der, ohne dass er mit dem Kühn'schen Determinationsstrom identisch

zu sein braucht, ihm nach Verlauf und Lokalisation entspricht.

Dieser Umstand führte zu der Erwägung, ob nicht vielleicht die Branddefekte, mit denen Kühn und Engelhardt (1933) den Determinationsstrom aufhalten und so zur Darstellung bringen konnten, auch auf die Lokalisation dieser Niederschlagsprozesse einen Einfluss ausüben könnten. Dieser Gedanke wurde vor allem dadurch nahegelegt, dass diese Lokalisation eine deutliche räumliche Gliederung aufweist. Sie geht von einem Zentrum aus, ist dort am intensivsten und nimmt in radiärer Richtung ab. Es wurden also Puppenflügel nach der Methode von Kühn und Engelhardt mit einer heissen Nadel mit Branddefekten versehen, die Puppen dann

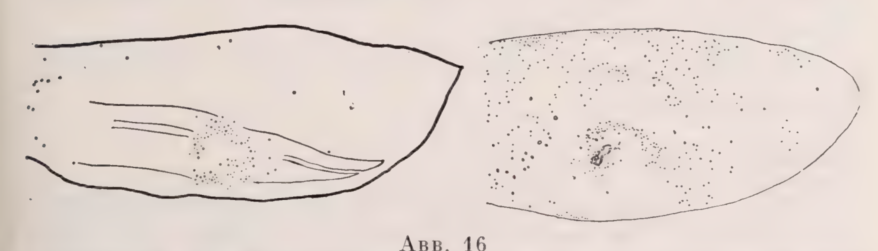


Abb. 16

Niederschläge von Nilblau-Sublimat-Körpern um Branddefekte ringförmig angeordnet.

mit Nilblausulfatlösung injiziert und mit Susalösung fixiert. Solche Versuche wurden an 12 Tieren durchgeführt und von ihren Flügeln Präparate angefertigt.

In den Abbildungen 16 zeigt sich, dass die Nilblaukörper rings um die Defekte konzentrisch gehäuft sind und selten im Defektfeld selbst vorkommen. Sie zeigen eine deutliche Aehnlichkeit mit den Abbildungen der Arbeit von Kühn und Engelhardt (1933, p. 677), wo die Binden sich um die Branddefekte herum ausbuchten oder sie ganz umschliessen.

Ohne aus dieser Aehnlichkeit zu weitgehende Schlüsse zu ziehen, kann doch vermutet werden, dass die Branddefekte bezüglich der Bindenausbildung die Wirkung haben, dass sie einem, hauptsächlich aus dem Queradergebiet kommenden Diffusionsstrom dadurch ein Hindernis entgegensetzen, dass sie in dem kolloidalen Milieu, in dem er sich ausbreiten muss, eine Veränderung hervorrufen. Die Zerstörungen und Gerinnungen in den Epithelien und die

darauf folgenden Gewebsneubildungen dürften wohl solche Veränderungen darstellen.

Dieser Überlegungen zufolge würde möglicherweise der Blutstrom zu bestimmten Zeiten Stoffe in den Flügel transportieren, deren Verteilungsareale den späteren Zeichnungsarealen in gewisser Weise entsprechen könnten; es könnte sich dabei um Wirkstoffe handeln, die nur zu ganz bestimmten Zeiten im Blut vorhanden sind, so dass einer zeitlich begrenzen Versorgung des Flügels die ebenfalls zeitlich begrenzte Determination des Musters entsprechen könnte. Auch wäre so erklärbar, dass durch äussere Eingriffe — z.B. abnorme Temperaturen — veränderte Flügelversorgung oder ein veränderter Wirkungsbereich der betreffenden Substanzen und damit eine Grenzverschiebung der Musterareale herbeigeführt werden würde.

Um solche Möglichkeiten zu prüfen, wurden die folgenden Versuche angestellt.

Hämolymph-Transfusion.

Um die Frage zu prüfen, ob das Blut von *Ephestia* zu irgendeinem Zeitpunkt der frühen Puppenruhe der Träger besonderer Stoffe sei, die zu anderen Zeiten im Blut nicht mehr vorkommen und die für die Determination von Musterelementen verantwortlich seien, wurde Tieren eines bestimmten Alters Hämolymphe entnommen und der Puppe eines anderen Altersstadiums injiziert; zur Kontrolle wurde analog vorgegangen, nur waren sowohl Spender als Empfänger gleichen Alters, so dass alle anderen Faktoren als der Altersunterschied selbst ausgeschaltet werden konnten. Die Blutentnahme bei den Spendern erfolgte immer in der Flügelwurzel auf der Höhe des Radius, erstens weil dort schon nach leichtem Anstich eine genügende Flüssigkeitsmenge austritt, zweitens weil dort die geringste Gefahr besteht, dass durch Verletzung fremder Organe und Gewebe Verunreinigung und Vermischungen entstehen und weil dort drittens die grösste Gewähr dafür besteht, dass die Hämolymphe in der Zusammensetzung angetroffen wird, in der sie in den Flügel eintritt. Den Empfängern wurde die Lymphe immer ins Abdomen injiziert.

Total wurden 49 Tiere als Spender und 103 als Empfänger verwendet; ein Teil der Tiere gehörte der schwarzen Rasse XIX, ein anderer Teil der wildfarbigen Rasse „Siebenbürgen“ an; Spender und Empfänger

waren immer gleicher Rasse; die Spender verteilten sich auf die Altersstadien zwischen 0 und 74 Stunden Puppenalter und die Empfänger auf die zwischen 0 und 75 Stunden. Von diesen 103 injizierten Tieren kamen nur 7 nicht zur Ausfärbung.

Das Ergebnis dieser Versuche war vollständig negativ; irgendeine Abhängigkeit der Flügelzeichnung und der Entwicklungsdauer vom Alter der Spender oder der Empfänger war nicht festzustellen. Dieses Ergebnis muss so interpretiert werden, dass im Blut der Puppen im Alter von 0 bis 75 Stunden keine Substanzen vorhanden sind, die nach Vermischung mit dem wirtseigenen Blut noch eine Musterdetermination bewirken können; sofern die Hämolymphe Stoffe in den Flügel transportiert, die für den Aufbau des Musters bedeutsam sind, hängt ihr Verbrauch im Flügel nicht von einem vermehrten oder zu ungewöhnlichem Zeitpunkt stattfindenden Angebot ab; die Flügelepithelien selbst, sofern sie überhaupt Erfolgsorgane für solche Stoffe sein sollten, tragen oder bilden die Faktoren, die für Aufnahme und mustergemässe Verteilung solcher Substanzen sorgen.

DARSTELLUNG DER ERGEBNISSE

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, einen Beitrag zur Aufklärung der Entwicklungsphysiologie des Zeichnungsmusters der Schmetterlingsflügel zu liefern.

Die zunächst unternommenen Versuche, durch *Colchicininjektionen* die Beziehung zwischen den mitotischen Prozessen in der Hypodermis und dem Zeichnungsmuster zu analysieren, misslangen, da es sich herausstellte, dass mit dieser Methode keinerlei Reaktionen des Musters hervorzurufen sind. Es sei aber betont, dass in diesem Umstand kein Indiz, weder für noch gegen einen Zusammenhang von Mitosenmuster und Zeichnungsmuster, erblickt werden darf.

So musste ein neuer Weg gesucht werden, der Lösung der Frage näher zu kommen, auf welche Weise die Flügelfläche in verschieden gefärbte Areale, zum Beispiel dunkle und helle, differenziert wird.

Es galt, morphologische und physiologische Momente ausfindig zu machen, die in der Lage wären, die unterschiedlichen Musterqualitäten direkt oder indirekt hervorzurufen. Dass das Zeichnungsmuster in enger Abhängigkeit von Entwicklung und Gestalt des Geäders steht, ist ein bekannter Umstand. Es sei darauf hingewiesen, dass diejenigen pupalen Längslakunen, die vor der Determination des Musters schon weitgehend reduziert sind, keinen Einfluss auf die Gestalt des Musters haben, oder dass anormale Formen des Flügels und seines Geäders von entsprechenden Anomalien der Zeichnung begleitet sind.

Wird aber nun der Versuch unternommen, dem pupalen Lakunensystem — aus dem das imaginale Geäder hervorgeht — beziehungsweise der Hämolymphe und ihrer Bahn durch den Flügel eine Rolle bei der Gestaltung des Musters zuzusschreiben, so muss zunächst abgeklärt werden, ob denn die Blutbewegung grundsätzlich so beschaffen ist, dass sie mit einer zentralsymmetrischen Musterbildung wie dem Querbindensystem in Einklang zu bringen ist. Die bisherigen Experimentalergebnisse beweisen, dass das Querbindensystem seinen Ausgang von einer Stelle in der Mitte des Flügels, vor allem an dessen Vorderrand nimmt. Stellt nun eine solche Stelle auch für den Hämolymphstrom einen besonders ausgezeichneten Ort dar ?

Diese Frage kann auf Grund meiner Versuchsergebnisse über den Verlauf des Blutstroms im Flügel bejaht werden. Die Stelle, wo der Radius in die Querlakune mündet, liegt in der Mitte des Flügels und ist dem Vorderrande genähert. Von dieser Stelle strömt das Blut auf den Hinterrand zu, und während es diese Bewegung ausführt, verteilt es sich gleichseitig in die proximalen und distalen Flügelpartien; der Blutstrom nimmt von einem zentralen Punkt seinen Ausgang und wendet sich symmetrisch nach beiden Seiten. Da diese Tatsachen mit dem übereinstimmen, was über den sogenannten Determinationsstrom für die Querbinden bekannt ist, durfte erwartet werden, dass sich diese formale Uebereinstimmung als Ausdruck einer realen Beziehung erweisen würde.

Der Versuch, eine solche Beziehung mit Hilfe von Transfusionsexperimenten nachzuweisen, hat aber zunächst gezeigt, dass die

Hämolymphe — wenn überhaupt — jedenfalls nicht der einzige Faktorenträger für die Musterbildung sein kann. Selbst wenn man an der Vorstellung festhält, dass die Musterdetermination das Ergebnis der Wirkung eines Aktionssystems (Stofftransport durch Hämolymphe) auf ein Reaktionssystem (Flügelepithel) sei, so zeigen die Transfusionsexperimente, dass zumindest der Zeitpunkt dieser Wirksamkeit vom Reaktionssystem bestimmt wird.

Erst die Kenntnis der Bedingungen, die im Hypodermisgewebe selbst erfüllt sein müssen, damit die Determination des Musters zustande kommen kann, wird die Entscheidung darüber bringen, welche Bedeutung dem Hämolymphstrom und den von ihm mitgeführten Substanzen für die Musterbildung zukommt.

Die im Laufe der Untersuchung unerwartet zur Beobachtung gekommenen Nilblau-Sublimat-Niederschläge und ihre Verteilung zeigen, ebenso wie die Tuscheversuche, dass das zentrale Flügelgebiet zuerst und von der Hauptmenge aller Flüssigkeiten durchflossen wird, die vom Körper in den Flügel gelangen.

Darüber hinaus stellt die ringförmige Anordnung der Niederschläge um Branddefekte eine besondere Erscheinung dar. Sie weist darauf hin, dass dem kolloidalen Zustande und seinen Veränderungen differenzierende Funktionen zukommen können. In diesem Zusammenhang sei an die Gebhardt'sche Hypothese erinnert, die zahlreiche Erscheinungen der Schmetterlingszeichnung mit den Liesegang'schen rhythmischen Niederschlagsbildungen in Gelen in Zusammenhang bringt.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Verschieden konzentrierte *Colchicin*lösungen werden Ephestiapuppen verschiedener Altersstadien injiziert, um durch Störung des Mitosenmusters eine Wirkung auf die Flügelzeichnung zu erzielen. Die Resultate zeigen, dass auf diese Weise entweder keine Störung der Mitosen erreicht werden kann, oder dass eine solche Störung ohne Einfluss auf das Muster bleibt.

2. Zur Blutbewegung im Puppenflügel von *Ephestia* wird mit Hilfe von Tuscheinjektionen festgestellt:

a. Die Lakunen des Flügels stehen nur durch zwei Hauptlakunenstämme mit dem Körper in Verbindung: im vorderen Teil der Flügelwurzel durch den Radialstamm, im hinteren Teil durch den Axillarstamm.

b. Das Blut strömt hauptsächlich durch den Radialstamm in den Flügel ein, während es vor allem durch den Axillarstamm in den Körper zurückfliesst.

c. Mitunter kehrt sich dieses Verhältnis um, und das Blut schlägt für kurze Zeit den entgegengesetzten Weg ein.

d. Die von ZELLER beschriebene Schaukelbewegung stellt nicht die alleinige und eigentliche Blutbewegung dar, sondern ist nur Ausdruck des Umstandes, dass das Blut nicht in stetiger Weise zirkuliert, sondern in rhythmischer Wiederholung nach einer Phase des Vorschnellens eine etwas kürzere Wegstrecke zurückströmt, um dann abermals nach vorne zu strömen.

e. Nachdem das Blut durch den Radialstamm in den Flügel eingedrungen ist, fliesst es durch den Radius bis zur Querader; dort nimmt die Hauptmenge des Blutes Richtung auf den Hinterrand und verteilt sich gleicherweise in die proximalen und distalen Flügelgebiete. Geringere Blutmengen fliessen im letzten Radiusast über die Querader hinaus dem distalen Abschnitt der Randlakune zu, um dann ebenfalls gegen den Hinterrand des Flügels zu strömen. In den hinteren Flügelpartien sammelt sich das Blut und fliesst durch den Axillarstamm aus dem Flügel in den Körper zurück.

3. Beim Versuch, durch Injektion von Nilblausulfatlösungen weitere Aufschlüsse über den Blutstrom zu erhalten, wird beobachtet, dass sich in den Flügeln solcher Tiere, nach Fixierung in sublimathaltigen Flüssigkeiten, Niederschläge bilden. Die Häufigkeit dieser Niederschläge ist in den Zwischenadergebieten in der Umgebung der Querader am grössten. Darin wird eine Bestätigung für die Annahme gesehen, dass von diesen Gebieten, die vor den übrigen Flügelpartien vom Hämolymphstrom erreicht werden, auch physiologische Prozesse ihren Ausgang nehmen könnten.

4. Es wird gezeigt, dass Branddefekte im Flügelepithel eine bestimmte Anordnung solcher Nilblausublimatniederschläge her-

vorrufen. Daraus wird geschlossen, dass für diese Niederschläge bestimmte kolloidale Verhältnisse Vorbedingung sind.

5. Der Versuch, durch Hämolymphtransfusionen nachzuweisen, dass das Blut zu bestimmten Zeiten Stoffe mit sich führt, die auf die Musterbildung direkt Einfluss hätten, führte nicht zum Ziel. Daraus wird geschlossen, dass wichtige Faktoren der Musterbildung ihren Sitz im Flügelepithel selbst haben müssen.

VERZEICHNIS DER ZITIERTEN LITERATUR

1935. Blaustein, W. *Histologische Untersuchungen über die Metamorphose der Mehlmotte Ephestia h.* Z. Morph. Oekol. Tiere. 30, p. 333.

1936. Braun, W. *Ueber das Zellteilungsmuster im Puppenflügelepithel der Mehlmotte Ephestia k. in seiner Beziehung zur Ausbildung des Zeichnungsmusters.* Roux'Arch. 135, p. 494.

1920. Brocher, F. *Etude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les insectes. III. Le Sphinx convolvuli.* Archives de Zool. 60.

1933. Feldotto, W. *Sensible Perioden des Flügelmusters bei Ephestia.* Roux'Arch. 128, p. 299.

1932. Köhler, W. *Die Entwicklung des Flügels bei der Mehlmotte Ephestia k.* Z. Morphol. u. Oekol. Tiere 24, p. 582.

1941. —— *Experimentelle Untersuchungen über die Determination des Zeichnungsmusters bei der Mehlmotte Ephestia k.* II. *Veränderungen des Musters nach partieller ultravioletter Bestrahlung und örtlicher Hitzebehandlung des jungen Puppenflügels.* Vierteljahrschrift. der Natf. Ges. Zürich, 86.

1926. Kühn. A. *Ueber die Aenderung des Zeichnungsmusters von Schmetterlingen durch Temperaturreize und das Grundschema der Nymphalidenzeichnung.* Nachr. Ges. Wiss. Göttingen (Math-Phys), 1926, p. 120.

1929-1932-1936. Kühn, A. u. K. Henke, *Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte Ephestia k.* Abhndlgn. Ges. Wiss. Göttingen (Math-Phys, N.F.) XV.

1933. Kühn, A. u. M. Engelhardt, *Ueber die Determination des Symmetriesystems auf dem Vorderflügel von Ephestia k.* Roux' Arch. 130, p. 660.

1937. Lemche, H. *Studien über die Flügelzeichnung der Insekten.* I. Zool. Jb. Anat. 63, p. 183.

1898. v. Linden. *Untersuchungen über die Entwicklung der Zeichnung der Schmetterlingsflügel in der Puppe.* Z. wiss. Zool. 65, p. 1.
1901-02. —— *Morphologische und physiologische Ursachen der Flügelzeichnung und -Färbung der Insekten.* Verhandl. d. V. int. Zool. Kongr. Berlin-Jena, p. 831.
1902. —— *Zusammenfassende Darstellung der experimentellen Ergebnisse über den Einfluss der Temperatur während der Puppenentwicklung.* Zool. Ctbl.9, Nr. 19.
1924. Schwanwitsch. *On the Ground-plan of Wing pattern in Nymphalids and certain other Families of the Rhopalocerous Lepidoptera.* Proc. Zool. Soc. London, 1924, p. 509.
1938. Stossberg, M. *Die Zellvorgänge bei der Entwicklung der Flügelschuppen von Ephestia k.* Z. Morph. u. Oekol. Tiere 34, p. 173.
1940. Strohl, J. u. W. Köhler, *Experimentelle Untersuchungen über die Determination des Zeichnungsmusters bei der Mehlmotte Ephestia k.* I. *Der Einfluss veränderter Zusammensetzung des Atemmediums auf die Differenzierung von Schuppenfarbe und -Form.* Arch. Jul. Klaus, 15, p. 399.
1926. Süffert, F. *Das Symmetriesystem der Schmetterlingszeichnung.* Handbuch der Entomologie, Schröder, Bd. 2.
1927. *Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung.* Biol. Zbl. 47.
1929. —— *Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung.* Roux' Arch. 120.
1938. Zeller, H. *Blut und Fettkörper im Flügel der Mehlmotte Ephestia k.* Z. Morph. u. Oekol. Tiere 34, p. 663.

Tome 54, nº 26. — Décembre 1947.

AUS DEM ZOOLOGISCH-VERGL. ANATOMISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT ZÜRICH.

Untersuchungen zur pleiotropen Wirkung des *Delta*-Faktors bei *Drosophila melanogaster* [1]

von

Gotthard STEHR

Mit 5 Tabellen und 7 Textabbildungen.

(Herausgegeben mit Unterstützung der Georges und Antoine CLARAZ-SCHENKUNG.)

I. EINLEITUNG

1. *Problemstellung.*

Das pleiotrope Gen *Delta* (Symbol *Dl*, Locus 3-66,2) bewirkt einerseits eine Veränderung der Flügeladern, die besonders an ihren Mündungsstellen in den Flügelrand verbreitert sind, andererseits vermehrt es die Thoraxbehaarung. Von HADORN und LACHENAL (1943) wurde ein Deltastamm mit einem Letalfaktorenstamm „translucida" (HADORN 1941; HADORN und GLOOR 1943) ausgekreuzt, wobei in der Auskreuzung Tiere auftraten, die auf dem Flügel Flüssigkeitsblasen trugen. Dies Phänomen wurde als Verstärkung der *Delta*wirkung betrachtet. Weiterhin ergab diese Untersuchung, dass die Penetranz für die Bildung von Flügelblasen

[1] Herrn Prof. Dr. E. HADORN möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank für die Ueberlassung des Themas und die entgegenkommende Förderung, die er meiner Arbeit zukommen liess, aussprechen. Verbindlichen Dank schulde ich auch dem Kuratorium der Georges und Antoine Claraz-Schenkung für einen Druckkostenbeitrag.

besonders hoch ist, wenn im genetischen Milieu das Gen *hairy* homozygot vorhanden ist. Zudem wurde festgestellt, dass die Penetranz für das Blasenmerkmal bei den Weibchen höher ist als bei den Männchen (HADORN und LACHENAL 1943), was zu der normalerweise stärkeren Behaarung der Weibchen (MATHER 1941) in Parallele steht. Schliesslich sei darauf hingewiesen, dass das Gen *Hairless*, welches Haar- und Borstenreduktion bedingt, als Unterdrücker von *Delta* wirkt (BRIDGES und MORGAN 1923).

Es stellt sich nun die Frage, in welcher Weise bei einem pleiotropen Gen, wie Delta, die verschiedenen Teile seines Manifestationsmusters (HADORN 1945) reagieren, wenn das genotypische Milieu durch Kreuzung verändert wird. Bezüglich des Flügels zeigen die oben besprochenen Versuche von HADORN und LACHENAL, dass bei einem Teil der Nachkommenschaft solcher Auskreuzungen die Expressivität des Gens Delta bis zur Blasenbildung gesteigert werden kann. Ist nun bei solchen Tieren die Behaarung in gleicher Weise verstärkt ? Wäre diese Frage zu bejahen, so würde das für eine weitgehende physiologische Einheit des pleiotropen Manifestationsmusters sprechen; könnte überdies gezeigt werden, dass auch modifizierende Aussenfaktoren, wie veränderte Zuchttemperaturen, eine ähnliche Gleichsinnigkeit der Reaktion in Bezug auf Blasenpenetranz und Behaarung zur Folge haben, so stünde der enge entwicklungsphysiologische Zusammenhang zwischen der Ausbildung des Flügelgeäders und der Behaarungsdichte fest. HADORN und LACHENAL (1943) haben festgestellt, dass die Penetranz des Blasenphäns bei herabgesetzter Zuchttemperatur von 60,2% bei 25° auf 96,8% bei 18° steigt. Es wird daher zu untersuchen sein, ob auch die Behaarungsdichte bei verminderter Zuchttemperatur zunimmt.

Zur Lösung dieser Fragen werden 4 Stämme, darunter ein *Delta*-Stamm, auf ihre Behaarung untersucht. Sodann wird der *Delta*-Stamm mit den 3 anderen Stämmen ausgekreuzt. Die Behaarung der *Delta*-Nachkommen dieser Kreuzungen wird untersucht, wobei die *Delta*tiere mit Blasen mit jenen *Delta*tieren verglichen werden, die keine Blasen besitzen. Schliesslich wird geprüft, wie sich eine Veränderung der Zuchttemperatur (Herabsetzung auf 18°) auf die Behaarung aller dieser Gruppen auswirkt.

2. *Material.*

Den Untersuchungen liegen folgende Stämme zu Grunde:

a) Ein *Delta*-Stamm *Dl*^{7}*/In (3R) Sb sr*, für den eine Deltabildung mittleren Grades charakteristisch ist, ohne dass bei ihm Blasen auftreten.

b) Ein Letalfaktorenstamm „*translucida*“ (*trans*-Stamm).

c) Ein Wildstamm „*Berlin-Inzucht*“.

d) Ein *Bar*-Stamm.

Die folgenden Kreuzungen wurden durchgeführt:

e) *Delta* × *trans;*

f) *Delta* × *Wild;*

g) *Bar* × *Delta;* die *Delta*tiere der F_2 dieser Kreuzung zerfallen in 4 Gruppen:

1. *Delta*-Weibchen, für *Bar* heterozygot;
2. *Delta*-Weibchen, für *Bar* homozygot;
3. *Delta*-Männchen, mit *Bar* im X-Chromosom;
4. *Delta*-Männchen, mit +B im X-Chromosom.

In allen 4 Gruppen treten Tiere mit Blasen auf und es wurden alle auf ihre Behaarung untersucht. Zur Weiterführung der Zucht wurden Tiere der Gruppen 1 und 3 miteinander angesetzt, aber nur sofern sie Blasen besassen.

3. *Methode.*

Dass die vorliegenden Untersuchungen an drei verschiedenen Kreuzungen durchgeführt werden konnten, beruht auf der Feststellung, dass nicht nur die Kreuzung *Delta* × *trans* Blasentiere liefert (Hadorn und Lachenal), sondern auch die Kreuzungen des *Delta*-Stammes mit den übrigen erwähnten Stämmen. Es lag daher eine Serie verschiedenster Genotypen vor, wobei innerhalb eines jeden die Haarzahlen von *Delta*tieren ohne Blasen verglichen werden konnten mit den entsprechenden Haarzahlen von Tieren mit Blasen.

Nachdem es sich herausstellte, dass das Gen *Delta* nicht nur die Thoraxbehaarung, sondern auch die Haare auf den Sterniten der Abdominalsegmente vermehrt, wurde nach dem Vorgehen von Mather (1941) die Haarzahl auf diesen Sterniten zur Charakterisierung der Behaarung ausgezählt. Es wurden die Haare bei den Weibchen auf den Sterniten der Segmente III-VI, bei den Männchen

auf den Segmenten III-V gezählt (Abb. 1). Die Haare stehen auf den Sternalplatten dieser Segmente in begrenzten Gruppen. Sie sind nicht zu klein oder zu nahe aneinander gedrängt, sodass sie sich mit einem starken Binokular (60 ×) und nach einiger Uebung genau zählen lassen.

Mather u. a. stützten sich in ihren Arbeiten (Mather 1941, 1942; Haskell 1943) auf Zahlen, die die Summe der Haarzahlen

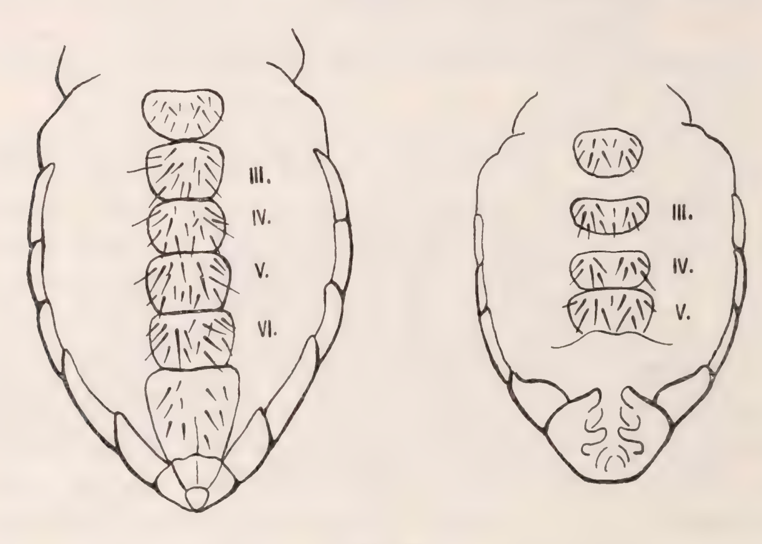


Abb. 1.

Die mit Haaren besetzten Sternalplatten der Abdominalsegmente III bis VI bei den Weibchen (links) und III bis V bei den Männchen (rechts) von *Drosophila mel.*

des IV. und V. Segments darstellten. Obwohl die Haarzahlen dieser beiden Segmente nach meinen Auszählungen in vielen Fällen nahe beieinander liegen, bestehen in anderen Fällen zwischen ihnen deutliche Unterschiede, weswegen in der vorliegenden Untersuchung auf alle Additionen der Haarzahlen verschiedener Segmente verzichtet wurde.

Diese Feststellung intersegmentaler Behaarungsdifferenzen stellte einerseits eine Komplizierung der Untersuchung dar, bot aber andererseits die Möglichkeit zu einer eingehenderen Analyse der Behaarung. Die Tiere, bzw. Tiergruppen sind nicht nur durch eine Haarzahl, bzw. einen Mittelwert charakterisiert, sondern die Zahlen von 3 oder 4 Segmenten ergeben eine

Verteilungs- oder Musterkurve der Behaarung (Abb. 2-7). Der Verlauf dieser Kurve gibt die Beziehungen an, die zwischen der Behaarung der einzelnen Segmente bestehen.

Bei den Stämmen wurden die Haarzahlen für eine Zuchttemperatur von 25° und von 18° bestimmt. Bei den Nachkommen der Kreuzungen, die in 25° gehalten wurden, wurden die Haare für die *Delta*-Tiere mit wie ohne Blasen gezählt. Bei 18° verhinderte die schon von Hadorn und Lachenal (1943) festgestellte hohe Penetranz des Blasenphäns die Untersuchung von 18°-Tieren ohne Blasen.

Die Darstellung der Ergebnisse beginnt mit den Haarzahlen und Musterkurven der Ausgangsstämme bei 25° (Abb. 2 und Tab. 1), darauf folgt die Besprechung der Stämme bei 18° (Abb. 2 und Tab. 2). Dann folgen Haarzahlen und Musterkurven der blasenlosen und der Blasen besitzenden Tiere der Kreuzung *Delta* × *trans* bei 25°, anschliessend die entsprechenden Werte für 18° (Abb.4 und Tab. 3). Es folgt die Kreuzung *Delta* × *Wild* bei 25° und 18° (Abb.5 und Tab. 4) und die vier Gruppen der Kreuzung *Delta* × *Bar* bei 25° und 18° (Abb. 6/7 und Tab. 5). Bei allen Gruppen geht die Besprechung der Weibchen der der Männchen voran.

In den Tabellen 1—4 sind die Resultate aller Zählungen zusammengestellt. Es sind die Durchschnittswerte der Haarzahlen (M) mit ihren mittleren Fehlern (±m), sowie die Zahl der Einzeltiere (n) angegeben. Die Angaben stehen einzeln für jedes Segment, für beide Geschlechter und für beide Zuchttemperaturen von 25° und 18°.

Die positiven und negativen Kursivzahlen, die zwischen den Werten zweier, jeweils benachbarter Segmente stehen, geben die durchschnittliche Vermehrung oder Verminderung der Haarzahl von einem zum anderen Segment an, in der Reihenfolge der Segmente von vorn nach hinten. Diese Werte sind ein zahlenmässiger Ausdruck für das Verhältnis zwischen den Behaarungen benachbarter Segmente. Diese Differenzzahlen werden durch die Nummern der beiden Segmente bezeichnet, deren Differenz sie angeben (z. B.: „III/IV“ = Differenz zwischen drittem und viertem Segment). Auch für diese Differenzzahlen stehen in den Tabellen unter ±m ihre mittleren Fehler, die direkt aus den tatsächlich gezählten Einzeldifferenzen berechnet wurden.

Mittelwertsdifferenzen sind als statistisch gesichert be-

trachtet worden, wenn sie mindestens das 2,5fache der Wurzel aus der Summe der Quadrate der mittleren Fehler betrugen; eine etwas geringere Differenz, zwischen dem 2,2- und dem 2,5fachen, wird ausdrücklich als „schwache" Sicherung bezeichnet; Differenzen, die weniger als das 2,2fache betragen, gelten als statistisch nicht gesichert.

III. DARSTELLUNG DER ERGEBNISSE

1. *Die Behaarung der Ausgangsstämme bei 25° Zuchttemperatur* (Tab. 1).

TABELLE 1.
Die Behaarung der Ausgangsstämme bei 25°.

Segmente	Delta-Stamm			trans-Stamm			Wild-Stamm			Bar-Stamm		
	M	±m	n	M	±m	n	M	±m	n	M	±m	n
							♀					
III	25,9	0,420	50	25,4	0,313	71	22,5	0,272	56	22,6	0,227	61
III-IV	*+1,5*	*0,491*	*50*									
IV	27,4	0,306	80	25,8	0,262	71	23,4	0,234	56	23,3	0,248	61
IV/V	*−0,1*	*0,369*	*80*	*+0,7*	*0,282*	*71*	*−0,4*	*0,324*	*56*	*+0,7*	*0,237*	*61*
V	27,3	0,297	80	26,5	0,217	71	23,0	0,250	56	24,0	0,214	61
V/VI	*−0,5*	*0,326*	*80*	*−1,2*	*0,303*	*76*	*−1,4*	*0,343*	*56*	*−2,7*	*0,317*	*61*
VI	26,8	0,296	80	25,3	0,264	71	21,6	0,244	56	21,3	0,305	61
							♂					
III	20,2	0,317	70	20,5	0,261	50	18,7	0,193	70	18,4	0,264	50
III/IV	*+0,8*	*0,292*	*70*	*−0,1*	*0,277*	*50*	*+0,5*	*0,243*	*70*			
IV	21,0	0,242	70	20,4	0,267	50	19,2	0,203	70	19,2	0,292	50
IV-V	*+0,4*	*0,300*	*70*				*0,0*	*0,243*	*70*	*+0,7*	*0,310*	*50*
V	21,4	0,253	70	21,0	0,348	50	19,2	0,214	70	19,9	0,272	50

In Abb. 2 sind die durchschnittlichen Haarzahlen der Abdominalsegmente der Ausgangsstämme für eine graphische Darstellung verwendet worden. Die oberen, viergliedrigen Kurven gelten für die Weibchen, die unteren, dreigliedrigen, für die Männchen.

Die erste Feststellung betrifft die Stärke der Behaarung der einzelnen Stämme. Es bestehen darin deutliche Unterschiede, vor allem im weiblichen Geschlecht. Der *Delta*-Stamm hat

in allen Segmenten die höchsten, der *Bar*-stamm und der Wildstamm „*Berlin-Inzucht*" haben die geringsten Haarzahlen. Abb. 3 zeigt die Streuungskurven für das V. Segment der Weibchen der untersuchten Stämme. Die eingezeichneten Mittelwerte ergeben fol-

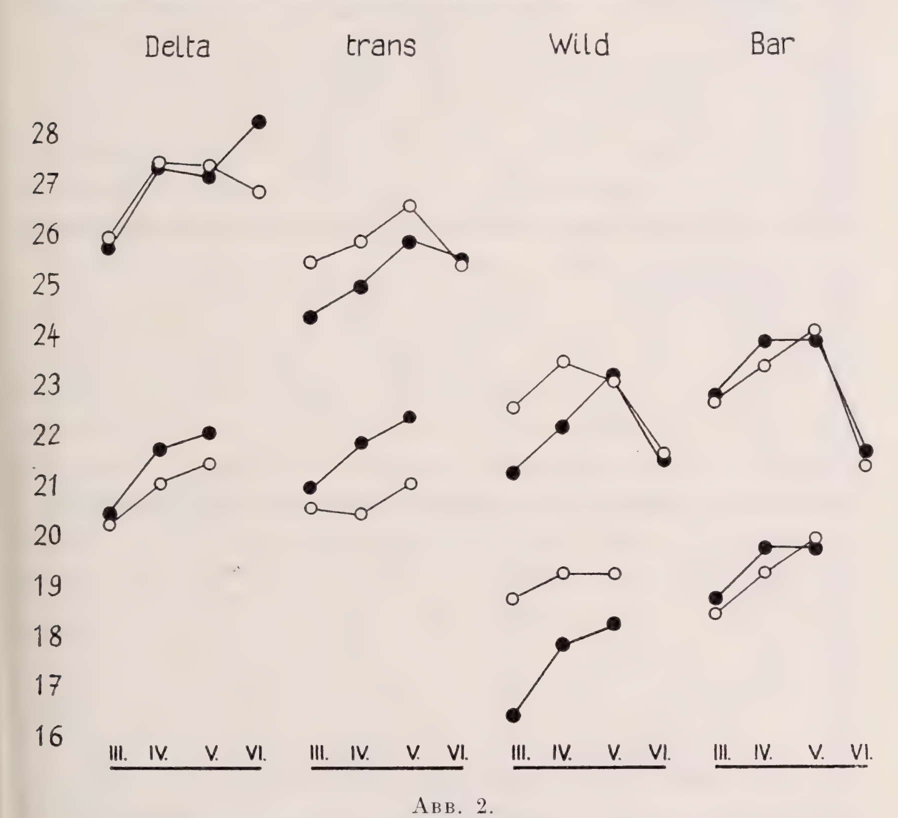


ABB. 2.

Die Behaarungskurven der Ausgangsstämme bei 25° (weiss) und bei 18° (schwarz). Ordinate: Haarzahlen. Abszisse: Segmente. Obere viergliedrige Kurven: Weibchen. Untere, dreigliedrige Kurven: Männchen.

gende Rangfolge der Behaarungsdichte: 1. *Delta*, 2. *trans.*, 3. *Bar*, 4. *Wild*stamm. Mit Ausnahme des Unterschiedes zwischen *Delta* und *trans* sind alle Mittelwerte statistisch gesichert verschieden.

Zweitens ist zu erkennen, dass die Haare nicht gleichmässig auf die Segmente verteilt sind. Es besteht ein intersegmentales Verteilungsmuster der Haare, das sich in den Kurven ausdrückt, die die Behaarungswerte der

Segmente untereinander verbinden. Allgemeines Charakteristikum dieser Kurven ist bei den Weibchen, dass die beiden mittleren

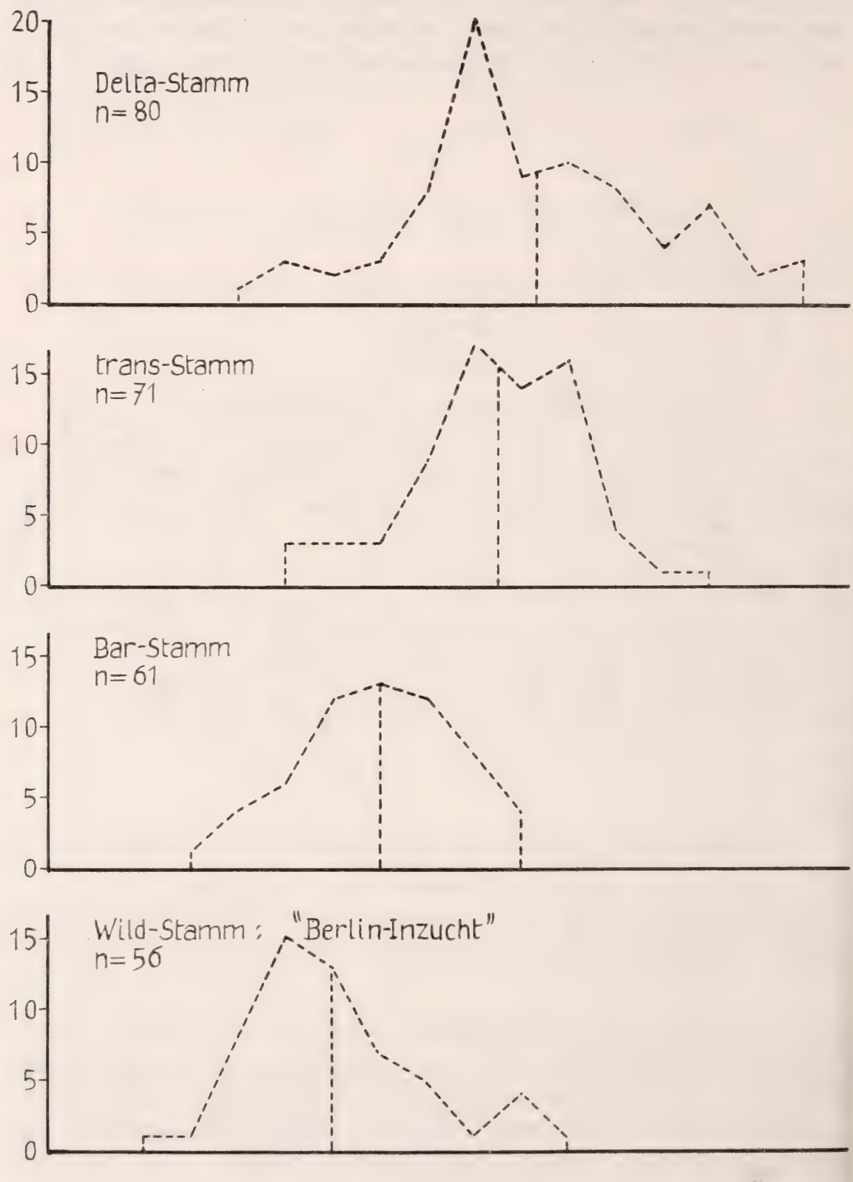


Abb. 3.

Streuungskurven für die Behaarung des V. Segments der Weibchen der Ausgangsstämme bei 25°. Ordinaten: Anzahl der Tiere. Abszisse: Haarzahl.

Segmente stark behaart sind, während vorderes und letztes Segment weniger Haare tragen, wobei in drei Fällen das letzte (VI.) die geringste Haarzahl hat. Die Männchen haben das gleiche Kurvenbild, sofern die Tatsache berücksichtigt wird, dass bei ihnen ein behaartes VI. Segment nicht vorhanden ist; das III. Segment bleibt daher bei ihnen das am wenigsten behaarte.

Die Feststellung der Existenz eines segmentalen Verteilungsmusters macht es wünschenswert, bei den untersuchten Genotypen charakterisierende Unterscheidungsmerkmale für dieses Muster aufzufinden. Um zu diesem Ziele zu kommen, genügt es nicht, die Durchschnittswerte der Segmente zu betrachten und einander gegenüberzustellen; den Kurvenverlauf selbst können nur Werte charakterisieren, die die Beziehungen zwischen benachbarten Segmenten innerhalb eines Stammes ausdrücken. Ein solcher Wert, der übrigens an jedem Einzeltier abgelesen und daher statistischer Bearbeitung unterzogen werden kann, ist die Plus- oder Minusdifferenz der Haarzahlen benachbarter Segmente. Es kann, wie die Betrachtung irgend einer der Behaarungskurven zeigt, beim Segment *b* gegenüber dem Segment *a* ein Anstieg der Haarzahl oder ein Abfall konstatierbar sein, der sich in einem positiven oder negativen Differenzbetrag ausdrückt. Sind solche Differenzbeträge von zwei Stämmen oder Untersuchungsgruppen statistisch gesichert verschieden, so sind diese Gruppen in ihrem Muster verschieden; die Feststellung solcher Unterschiede besagt, dass sich zwei Musterkurven verschiedener Genotypen in Anstieg oder Abfall von einander unterscheiden.

Diese Werte bieten neben den absoluten Haarzahlen und z. T. gemeinsam mit ihnen die Möglichkeit, die Stämme nach ihrer Behaarung zu unterscheiden. Im Folgenden sind für die Weibchen eine Auswahl solcher Werte dazu benützt worden, um statistisch gesicherte Behaarungsmerkmale anzugeben, die jeden der untersuchten Stämme von jedem anderen Stamme unterscheiden (25°).

Der *Delta*-Stamm unterscheidet sich vom *trans*-Stamm durch die Haarzahl des IV. Segments (27,4 Haare bei *Dl* gegenüber 25,8 bei *trans*) sowie durch den starken Anstieg in der Behaarung vom III. zum IV. Segment (+1,5 bei *Dl* gegenüber +0,4 bei *trans*). Von *Bar* und *Wild* ist der *trans*-Stamm durch gesichert höhere Haarzahlen in allen Segmenten verschieden. In den Musterver-

hältnissen bestehen gegenüber dem *Wild*stamm keine gesicherten Unterschiede. Dagegen ist der Abfall vom V. zum VI. Segment bei *Delta* gesichert geringer als beim *Bar*-Stamm (— 0,5 bei *Dl* gegen — 2,7 bei *Bar*).

Der *trans*-Stamm unterscheidet sich vom *Bar*- und vom *Wild*-Stamm ebenfalls durch gesichert höhere Haarzahlen in allen Segmenten. Ein Unterschied im Verteilungsmuster besteht gegenüber dem *Wild*-Stamm darin, dass bei *trans* vom IV. zum V. Segment ein Anstieg gegenüber einem Abstieg für den gleichen Segmentsprung im *Wild*-Stamm schwach gesichert ist (+0,7 bei *trans* gegen — 0,4 bei *Wild*). Der Abfall vom V. zum VI. Segment ist beim *trans*-Stamm gesichert geringer als beim *Bar*-Stamm (— 1,2 bei *trans* gegen — 2,7 bei *Bar*).

Der *Wild*-Stamm unterscheidet sich vom *Bar*-Stamm einmal durch die niedrigere Haarzahl im V. Segment (23,0 bei *Wild* gegen 24,0 bei *Bar*), und zweitens durch den geringeren Abfall der Behaarung vom V. zum VI. Segment (— 1,5 bei *Wild* gegen — 2,7 bei *Bar*).

Für den *Bar*-Stamm ist der starke Abfall der Behaarung vom V. zum VI. Segment charakteristisch; dieses Merkmal unterscheidet ihn von allen anderen Stämmen.

Im Gegensatz zu den Weibchen finden sich bei den Männchen nur sehr wenige Merkmale, durch die sich die Stämme voneinander unterscheiden. Unterschiede im Verlauf der Behaarungskurven sind in keinem Falle statistisch zu sichern. Statistisch gesicherte Unterschiede in der Behaarungsdichte dagegen bestehen von *Delta* und *trans* einerseits gegenüber *Bar* und *Wild* andererseits; dies ist die einzige statistisch begründete Unterscheidung, die sich bei der Untersuchung der Männchen der Ausgangsstämme bei 25° ergab.

2. *Bie Behaarung der Stämme bei herabgesetzter Zuchttemperatur* (Tab. 2).

Das Ergebnis der Haarzählungen von Stämmen, die bei 18° gehalten wurden, ist in Tabelle 2 mitgeteilt; Abb. 2 gibt die graphische Darstellung dieser Zahlen in Form der Verteilungskurven.

In 25° Zuchten steht bei den Weibchen des *Delta*-Stammes einer ungesicherten, geringen Verminderung der Haare auf den Seg-

menten III, IV und V eine starke, gesicherte Vermehrung auf dem VI. Segment gegenüber. Die Behaarung der Männchen verstärkt sich auf allen Segmenten annähernd gleich, ohne dass eine Vermehrung gesichert wäre.

Tabelle 2.

Die Haarzahlen der Stämme bei 18°.

Segmente	Delta-Stamm			trans-Stamm			Wild-Stamm			Bar-Stamm		
	M	±m	n	M	±m	n	M	±m	n	M	±m	n
							♀					
III	25,7	0,311	75	24,3	0,297	70	21,2	0,265	50	22,7	0,273	51
III/IV												
IV	27,3	0,300	75	24,9	0,301	70	22,1	0,256	50	23,8	0,253	51
IV/V							*+1,0*	*0,316*	*50*	*0,0*	*0,292*	*51*
V	27,1	0,309	75	25,8	0,322	70	23,1	0,244	50	23,8	0,300	51
V/VI	*+1,1*	*0,347*	*75*	*−0,4*	*0,308*	*72*						
VI	28,2	0,260	75	25,4	0,296	70	21,5	0,216	50	21,6	0,290	51
							♂					
III	20,4	0,252	70	20,9	0,270	51	16,4	0,178	50	18,7	0,340	42
III/IV				*+0,9*	*0,272*	*51*	*+1,4*	*0,266*	*50*			
IV	21,7	0,272	70	21,8	0,294	51	17,8	0,284	50	19,7	0,338	42
IV/V	*+0,3*	*0,347*	*70*							*0,0*	*0,275*	*42*
V	22,0	0,283	70	22,3	0,290	51	18,2	0,330	50	19,7	0,296	42

Beim *trans*-Stamm ist die Verminderung bei den Weibchen im III. Segment gut, im IV. schwach und im V. nicht gesichert; das VI. Segment erfährt keine Verminderung. Bei den Männchen findet sich auf allen Segmenten eine Vermehrung der Haare, die für das IV. und V. Segment auch gesichert ist.

Der *Wild*-Stamm „Berlin-Inzucht" zeigt überall eine gesicherte Verringerung der Behaarung bei 18°, mit Ausnahme des V. und VI. Segmentes der Weibchen, deren Behaarung fast unverändert bleibt.

Die Behaarung des *Bar*-Stammes ist bei 18° überhaupt auf keinem Segment statistisch gesichert verändert, weder bei den Weibchen, noch bei den Männchen.

Ob und wie mit diesen Änderungen der Haarzahlen Veränderungen des Verteilungsmusters verbunden sind, soll durch den statistischen Vergleich der Mittelwerte der Differenzen benachbarter Segmente festgestellt werden.

Bei den Weibchen des *Delta*-Stammes ergibt sich eine charakteristische Musterveränderung: an die Stelle des geringen Abfalls der Behaarung vom V. zum VI. Segment bei 25° tritt bei 18° ein Anstieg auf; diese Veränderung in der Beziehung der beiden Segmente ist statistisch gesichert. Bei den Männchen ändert sich das Muster nicht.

Im Muster der Weibchen des *trans*-Stammes entsteht bei 18° keine statistisch nachweisbare Veränderung — obwohl, wie oben gesagt wurde, ein Segment eine gesichert verminderte Haarzahl besitzt; es ist dies ein Beispiel dafür, dass gesicherte Veränderungen der Haarzahl einzelner Segmente keine statistisch bedeutsame Veränderung des Musters zur Folge haben müssen. Bei den Männchen besteht ein Anstieg der Haarzahl vom IV. zum V. Segment, der von dem Abfall bei 25° gesichert verschieden ist.

Beim *Wild*-Stamm haben sich die Beziehungen zwischen IV. und V. Segment gegenüber den 25°-Zuchten umgekehrt; der Anstieg der Haarzahl in diesem Segmentsprung bei 18° ist gesichert verschieden vom Abfall bei 25°. Die Männchen zeigen bei 18° in allen Segmenten eine Erniedrigung der Haarzahl, die im III. Segment am grössten ist; daraus ergibt sich ein Musterunterschied, indem der Anstieg der Haarzahl vom III. zum IV. Segment bei 18° gesichert grösser ist als bei 25°.

Im *Bar*-Stamm verändern sich, wie gezeigt wurde, die Haarzahlen nicht; es bestehen auch keine Musteränderungen.

Zusammenfassend ergibt sich, dass die Wirkung der erniedrigten Zuchttemperatur sowohl hinsichtlich der Behaarungsstärke, wie des Verteilungsmusters uneinheitlich ist; der Reaktionsmodus weder der verschiedenen Genotypen, noch der beiden Geschlechter, noch einzelner Segmente lässt untereinander Gemeinsamkeiten erkennen. Verminderungen der Haarzahl stehen neben Erhöhungen und Änderungen in der Beziehung benachbarter Segmente können in der einen oder anderen Richtung erfolgen oder überhaupt unterbleiben. Die einzelnen Segmente erscheinen in ihrer Reaktionsweise zum Teil voneinander unabhängig und es ergibt sich das allgemeine Bild, dass jede Kombination von Genotypus, Geschlecht und Zuchttemperatur ihren besonderen Behaarungsmodus besitzt.

3. *Die Behaarung der Kreuzungen.*

A. Die Kreuzung *Delta* × *trans.* (Tab. 3). — Die F_1 dieser Kreuzung liefert 50% *Delta*-Tiere; unter diesen befinden sich bereits einige mit Blasen und die Weiterzucht erfolgt durch Ansetzung von *Delta*-Tieren mit Blasen *inter se.* Von der Nachkommenschaft solcher Zuchten sind 25% frühletale *Dl/Dl*-Tiere, 50% heterozygote *Delta*-Tiere, 25% sind ohne *Delta*faktor. Die *Delta*-Tiere zerfallen in zwei Gruppen, je nachdem, ob sich das Blasenphän manifestiert oder nicht. Einige Zuchtflaschen werden bei 18° gehalten; bei dieser Temperatur ist die Penetranz für Blasen jedoch so gross, dass kaum noch Tiere ohne Blasen auftreten (Hadorn und Lachenal 1943). Es ergeben sich daher drei zu behandelnde Gruppen: 1. *Dl*-Tiere ohne Blasen, 25°; 2. *Dl*-Tiere mit Blasen, 25°; 3. *Dl*-Tiere mit Blasen, 18°. Während die Zahlenwerte dieser Gruppen der Tabelle 3 zu entnehmen sind, sind in Abb. 4 die Kurven der Verteilungsmuster dargestellt.

Tabelle 3.

Haarzahlen der Kreuzung Dl × trans.

Segmente	Delta-trans, ohne Blasen 25°			Delta-trans mit Blasen 25°			Delta-trans mit Blasen 18°		
	M	±m	n	M	±m	n	M	±m	n
				♀					
III	28,6	0,387	75	31,2	0,371	100	33,6	0,388	63
III/IV									
IV	29,3	0,396	75	32,0	0,397	100	34,5	0,361	63
IV/V	*+0,2*	*0,374*	*75*	*−0,6*	*0,434*	*100*	*+1,1*	*0,467*	*63*
V	29,5	0,378	75	31,4	0,346	100	35,6	0,356	63
V/VI	*−1,5*	*0,424*	*75*				*+1,1*	*0,488*	*63*
VI	28,0	0,351	75	30,1	0,298	100	34,5	0,368	63
				♂					
III	23,6	0,246	100	24,3	0,269	100	25,7	0,287	45
III/IV	*+0,7*	*0,266*	*100*	*+0,1*	*0,234*	*100*	*+1,9*	*0,395*	*45*
IV	24,3	0,265	100	24,4	0,265	100	27,6	0,334	45
IV/V				*+0,7*	*0,280*	*100*			
V	24,6	0,259	100	25,1	0,265	100	28,0	0,334	45

Die Behaarung der *Delta*-Tiere ohne Blasen bei 25° ist auf allen Segmenten beider Geschlech-

ter statistisch gesichert stärker als bei beiden Ausgangsstämmen.

Abb. 4.

Die Behaarungskurven der *Dl*-Nachkommen der Kreuzung *Dl* × *trans*. Oben: Weibchen, unten: Männchen. Ausgangsstämme: *Delta* = ausgezogene Kurve; *trans* = unterbrochene Kurve. Ordinate: Haarzahlen; Abszisse: Segmente.

Ob neben dieser deutlichen Vermehrung der Haare auch das Muster besondere Eigentümlichkeiten aufweist, ergibt der Vergleich

der Differenzwerte benachbarter Segmente: Das Muster der *Delta*-Tiere ohne Blasen der Kreuzung *Delta* × *trans* lässt sich an keiner Stelle statistisch gesichert unterscheiden von den Mustern beider Ausgangsstämme. Da diese aber voneinander unterscheidbar waren (Anstieg vom III. zum IV. Segment, s. p. 7), kann das Muster der Kreuzung einen intermediären Charakter haben.

Die Behaarung der Weibchen *Delta*-trans mit Blasen 25° ist gegenüber den Tieren ohne Blasen — mit denen sie aus der gleichen Zucht stammen — auf allen Segmenten um zwei bis drei Haare vermehrt. Das bedeutet eine einwandfreie, gesicherte Erhöhung der Haarzahl. Bei den Männchen wirkt sich die Manifestation der Flügelblasen weder auf die Haarzahl noch auf das Verteilungsmuster aus.

Im Muster der Weibchen mit Blasen treten gewisse Änderungen ein: Der Gipfel der Musterkurve fällt auf das IV. Segment. Das V. Segment hat etwas — ungesichert — weniger Haare, und dieser Abfall ist statistisch nicht verschieden vom Abfall beim gleichen Segmentsprung der Weibchen des *Delta*-Ausgangsstammes, sowie dem Anstieg bei den Weibchen *Delta-trans* ohne Blasen. Dieser Abfall ist jedoch gut gesichert verschieden vom Anstieg zwischen IV. und V. Segment der Weibchen des *trans*-Stammes.

Die Haarzahlen der Weibchen und Männchen *Dl*-trans 18° mit Blasen sind gegenüber allen bisher besprochenen Gruppen stark erhöht. Diese Erhöhung ist für alle Segmente beider Geschlechter gesichert.

Im Muster der Weibchen kehren bemerkenswerter Weise die Merkmale des *trans*-Stammes, 25°, wieder; Der starke Anstieg vom IV. zum V. Segment unterscheidet statistisch gesichert diese Gruppe sowohl vom *Delta*-Stamm wie von den Weibchen *Dl-trans* mit Blasen, 25°, nicht aber von *Dl-trans* ohne Blasen, 25°. Gegenüber dem Muster des *trans*-Stammes bei 18°, der hier wegen der gleichen Zuchttemperatur zum Vergleich herangezogen werden kann, grenzt sich diese Gruppe durch den gesichert stärkeren Abfall vom V. zum VI. Segment ab.

Das Muster der Männchen *Delta-trans* mit Blasen, 18°, ist sowohl von den Ausgangsstämmen, wie von den 25° — Zuchten, mit und ohne Blasen, gesichert verschieden durch den steilen Anstieg der Musterkurve vom III. zum IV. Segment.

Tabelle 4.

Die Haarzahlen der Kreuzung Dl × Wild.

Segmente	Delta-Wild ohne Blasen 25°			Delta-Wild mit Blasen 25°			Delta-Wild mit Blasen 18°		
	M	±m	n	M	±m	n	M	±m	n
					♀				
III	27,6	0,346	79	29,8	0,237	151	31,5	0,435	83
III/IV	*+0,1*	*0,344*	*79*				*+1,4*	*0,422*	*83*
IV	27,7	0,298	79	30,6	0,182	151	32,9	0,398	80
IV/V	*+0,1*	*0,346*	*79*	*–0,6*	*0,249*	*151*			
V	27,8	0,312	79	30,0	0,214	151	32,2	0,333	80
V/VI	*–1,6*	*0,279*	*79*						
VI	26,2	0,257	79	28,1	0,230	151	30,0	0,307	80
					♂				
III	23,9	0,238	100	25,2	0,229	118	26,2	0,403	54
III/IV									
IV	24,7	0,246	100	26,4	0,220	118	27,2	0,489	54
IV/V	*+0,9*	*0,283*	*100*	*–0,2*	*0,240*	*118*			
V	25,6	0,242	100	26,2	0,225	118	26,9	0,348	54

B. Die Kreuzung *Delta* × *Wild* („*Berlin-Inzucht*") (Tab. 4). — In dieser Kreuzung treten ebenfalls häufig *Delta*-Tiere mit Blasen auf; wie bei der Kreuzung *Dl-trans* sind auch hier nur drei Gruppen zu besprechen, da hier ebenfalls bei 18° die Blasenpenetranz stark erhöht ist. Haarzahlen: siehe Tab. 4; graphische Darstellung, Abb. 5.

Anders als bei der vorher besprochenen Kreuzung sind die Haarzahlen der Weibchen *Dl-Wild* ohne Blasen, 25°, gegenüber dem *Delta*-Stamm nur im III. Segment gesichert vermehrt. Gegenüber dem *Wild*-Stamm sind die Haare aller Segmente vermehrt. Bei den Männchen hingegen sind auch in dieser Kreuzung alle Werte gesichert höher als bei beiden Ausgangsstämmen.

Das Muster der Weibchen ist vom *Delta*-Stamm gesichert verschieden durch einen stärkeren Abfall vom V. zum VI. Segment. Gegenüber dem *Wild*-Stamm besteht kein Musterunterschied. Bei den Männchen ist umgekehrt das Muster nicht vom *Delta*-Stamm, sondern vom *Wild*-Stamm, schwach gesichert verschieden durch den Anstieg vom IV. zum V. Segment.

Die Weibchen *Dl-Wild* mit Blasen, 25°, sind in allen Segmenten gesichert stärker behaart, als die von den gleichen

Eltern stammenden Tiere ohne Blasen. Bei den Männchen ist einzig die Erhöhung im V. Segment ungesichert.

Das Muster der Weibchen weist trotz des veränderten Aussehens der Kurve keine gesicherte Differenz gegenüber den Tieren

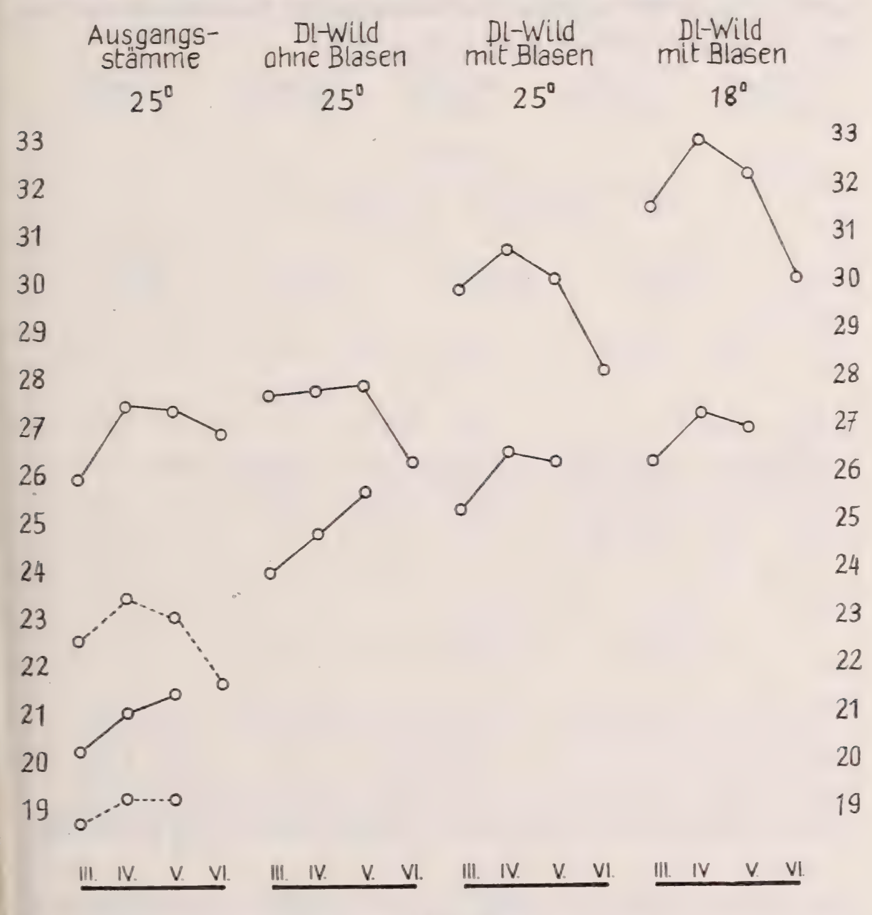


Abb. 5.

Die Behaarungskurven den *Dl*-Nachkommen der Kreuzung *Dl* × *Wild* (Berlin-Inzucht). Oben: Weibchen; unten: Männchen. Ausgangsstämme: *Dl* = ausgezogene Kurve; *Wild* = unterbrochene Kurve. Ordinate: Haarzahlen; Abszisse: Segmente.

ohne Blasen auf. Das Verteilungsmuster der Männchen ist jedoch verändert durch den Abfall vom IV. zum V. Segment, der statistisch verschieden ist vom Anstieg bei den Männchen *Dl-Wild* ohne Blasen, 25°.

Die bei 18° gehaltenen Tiere *Dl-Wild* mit Blasen haben in beiden Geschlechtern und auf allen Segmenten gegenüber den übrigen Gruppen der Kreuzung eine gesichert höhere Haarzahl. Das Muster erhält keine neuen Merkmale; einzig der Anstieg vom III. zum IV. Segment der Weibchen ist deutlich grösser als bei den *Delta*-Weibchen ohne Blasen, 25°.

Tabelle 5.

Die Haarzahlen der Kreuzung Dl × Bar.

Segmente	Dl-Bar/Bar ohne Blasen 25°			Dl-Bar/Bar mit Blasen 25°			Dl-Bar/+ ohne Blasen 25°			Dl-Bar/+ mit Blasen 25°		
	M	±m	n	M	±m	n	M	±m	n	M	±m	n
							♀					
III	28,8	0,377	66	29,7	0,360	74	29,3	0,398	71	29,7	0,297	74
III/IV												
IV	29,8	0,381	66	30,4	0,313	74	29,9	0,297	71	30,2	0,324	74
IV/V	*−1,0*	*0,361*	*66*									
V	28,8	0,344	66	29,9	0,353	74	29,4	0,348	71	30,3	0,313	74
V/VI	*−2,5*	*0,361*	*66*									
VI	26,3	0,282	66	26,8	0,301	74	26,7	0,251	71	27,0	0,255	74
	Dl-Bar/y ohne Blasen			Dl-Bar/y mit Blasen			Dl-+/y ohne Blasen			Dl-+/y mit Blasen		
							♂					
III	24,1	0,316	81	24,2	0,361	43	25,0	0,256	65	26,0	0,364	46
III/IV										*+0,5*	*0,374*	*46*
IV	24,7	0,317	81	25,3	0,385	43	25,8	0,358	65	26,5	0,325	46
IV/V												
V	24,9	0,304	81	25,8	0,439	43	26,0	0,295	65	26,2	0,492	46
	Dl-Bar/Bar mit Blasen 18°			Dl-Bar/+ mit Blasen 18°			Dl-Bar/y mit Blasen 18°			Dl+/y mit Blasen 18°		
			♀						♂			
III	32,0	0,308	50	33,6	0,508	50	26,9	0,352	50	27,1	0,409	39
III/IV												
IV	33,9	0,439	50	36,1	0,453	50	30,0	0,377	50	29,1	0,505	39
IV/V												
V	33,8	0,435	50	35,0	0,472	50	30,2	0,353	50	29,6	0,451	39
V/VI	*−3,9*	*0,435*	*50*									
VI	29,9	0,327	50	30,2	0,305	50						

C. Die Kreuzung *Bar* × *Delta* (Tab. 5). — Die F_1 dieser Kreuzung liefert 50% *Dl*-Tiere; davon sind die Hälfte heterozygote *Bar*-Weibchen einerseits und *Bar*-Männchen andererseits. Diese beiden werden miteinander angesetzt und liefern eine F_2—Generation, die sich folgendermassen zusammensetzt: 25% homo-

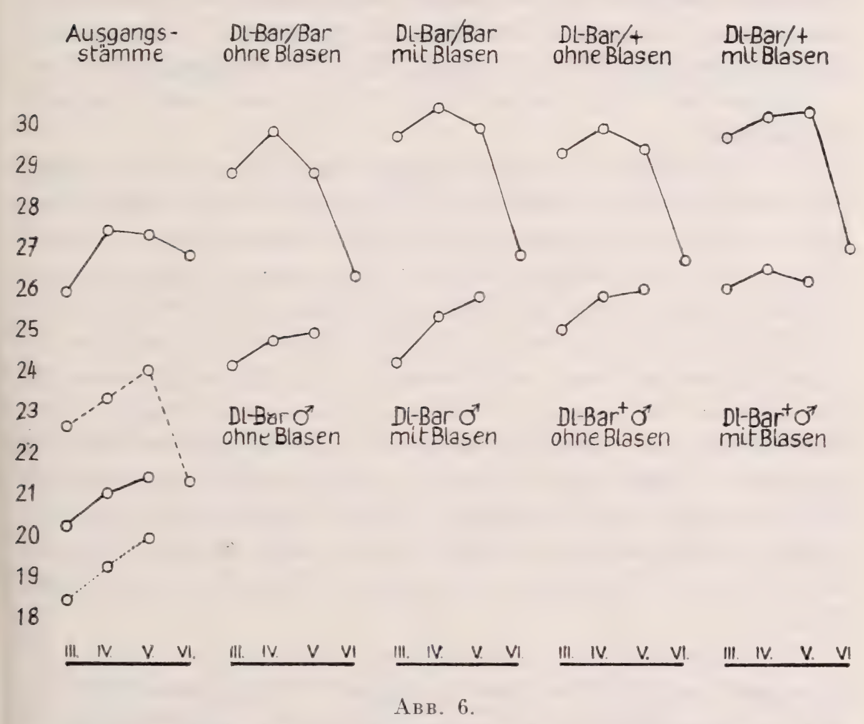


Abb. 6.

Die Behaarungskurven der Kreuzung *Bar* × *Dl* (*Dl*-Nachkommen). Ausgangsstämme: *Dl* = ausgezogene Kurve: *Bar* = unterbrochene Kurve. Ordinate: Haarzahlen; Abszisse: Segmente. Oben: Weibchen; unten Männchen.

zygote frühletale *Dl*-Tiere und 25% Tiere ohne *Delta;* diese bleiben unbeachtet. Die restlichen 50% zerfallen, entsprechend ihrem Geschlecht und der Anzahl der *Bar*-Allele, in die auf Seite 611 aufgezählten vier Gruppen. Jeder dieser Genotypen tritt bei 25° mit und ohne Blasen auf, während bei 18° auch hier *Delta*-Tiere ohne Blasen sehr selten sind.

Die Haarzahlen sind Tabelle 5 zu entnehmen, die Musterkurven für die 25° Gruppen sind in Abb. 6, die der 18° Gruppen auf Abb. 7 dargestellt.

Die verschiedenen Typen von Weibchen, 25°, zeigen die nach den bisherigen Ergebnissen unerwartete Tatsache, dass in dieser Kreuzung die Behaarung nicht oder kaum darauf reagiert, ob Blasen vorhanden sind oder nicht. Einzig im V. Segment haben die *Dl*-Weibchen, die für *Bar* heterozygot sind und Blasen besitzen, gesichert mehr Haare als die *Bar*-homozygoten *Dl*-Weibchen ohne Blasen; gegenüber anderen Gruppen ist die Erhöhung nicht gesichert.

Unterschiede im Verlauf der Musterkurven sind nirgends festzustellen.

Die Beziehungen zu den Ausgangsstämmen lassen sich folgendermassen charakterisieren: Das VI. Segment behält in allen Gruppen der Kreuzung annähernd die gleiche Haarzahl wie im *Delta*-Stamm; die drei vorderen Segmente sind dagegen stärker behaart. Dadurch ändert sich der Mustercharakter der Kreuzung. Der Abfall der Haarzahlen vom V. zum VI. Segment ist bei ihnen gesichert grösser als beim *Delta*-Stamm — er ist ebenso gross wie im *Bar*-Stamm. Das heisst, der *Bar*-Stamm dominiert bezüglich dieses Mustermerkmals in den Kreuzungen. In einem anderen Merkmal dagegen, im Abfall vom IV. zum V. Segment, unterscheiden sich die Kreuzungen vom *Bar*-Stamm, der hier eine statistisch gesichert andere Relation aufweist, nämlich einen Anstieg. In dieser Hinsicht haben also die Kreuzungen eine grössere Ähnlichkeit zum *Delta*-Stamm.

Die Behaarung der verschiedenen Männchen-Typen der Kreuzung bei 25° gibt wieder ein anderes Bild. Bei Betrachtung der Kurven der Weibchen mit homozygotem *Bar* kann festgestellt werden, dass ihre Behaarung im Mittel etwas geringer ist, als die der heterozygoten *Bar*-Weibchen; erwartungsgemäss sind daher die Männchen mit *Bar* weniger behaart als Männchen ohne Bar-chromosom. Dieser Unterschied ist zwischen den *Dl-Bar*-Männchen ohne Blasen und den blasenlosen *Dl*-Männchen ohne *Bar* in allen Segmenten gesichert; für die gleichen Genotypen mit Blasen ist er im III. und IV. Segment gesichert, nicht im V. Es lässt sich daher bei den Männchen nachweisen, dass die Gegenwart des Gens Bar oder des betreffenden Chromosoms die Behaarung herabsetzt. Eine Differenz zwischen Blasen besitzenden und blasenlosen Tieren ist nur für das III. Segment der *Delta*-Männchen

ohne Bar schwach gesichert; allerdings verlaufen die Kurven der Blasentiere immer etwas über denen der blasenlosen Tiere.

Die *Bar*-homozygoten und *Bar*-heterozygoten *Dl*-Weibchen, 18°, alle mit Blasen (Abb. 7), haben in allen Segmenten deutlich erhöhte Haarzahlen gegenüber den 25°-Tieren. Daneben ist wieder die Feststellung zu machen,

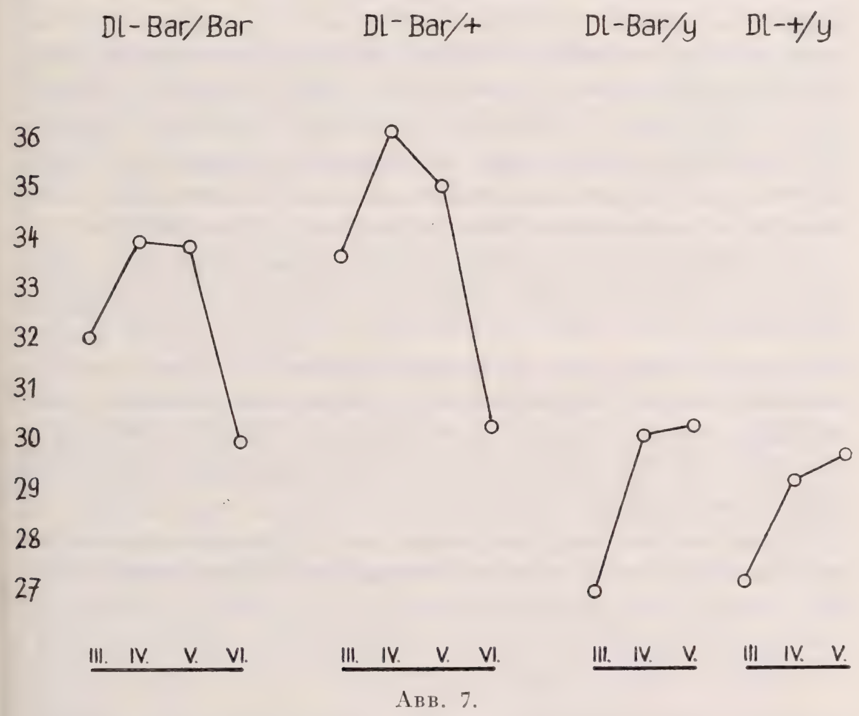


ABB. 7.

Die Behaarungskurven von vier Genotypen der Kreuzung *Dl* × *Bar* bei 18°. Ordinate: Haarzahlen; Abszisse: Segmente.

dass die *Bar*-Homozygoten weniger Haare haben — diesmal für die beiden vorderen Segmente gesichert- als die *Bar*-heterozygoten *Dl*-Weibchen, 18°. Im Muster fallen die grossen Differenzen zwischen den äusseren Segmenten einerseits und den mittleren Segmenten andererseits auf; die Verteilungskurve besitzt dadurch einen sehr steilen Anstieg und Abfall.

Die beiden männlichen *Dl*-Gruppen, 18°, mit und ohne *Bar*, beide mit Blasen, sind in keiner Hinsicht voneinander verschieden.

III. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Das Auftreten von Blasen in drei verschiedenen Auskreuzungen eines *Delta*-Stammes zeigt, dass in dem neuen genetischen Milieu Modifikatorenkombinationen vorhanden sind, die dem Gen *Delta* eine besonders starke Auswirkung möglich machen. WIGAN (1944) zeigte, dass sowohl verstärkte Inzucht als ein erhöhter Auskreuzungsgrad die Variabilität einer Zucht erhöhen. Es entstehen Modifikatorenkombinationen, oder es werden solche wirksam, die ausserhalb der bisherigen Variationsbreite liegende Phänotypen erzeugen. Die Herbeiführung genetischer Heterogenität innerhalb der Modifikatoren- oder Polygenkomplexe ist auch nach MATHER (1941, 1942) eine der Voraussetzungen für die Wirksamkeit der Selektion.

Die Feststellung vorliegender Arbeit, dass die Zahl der Haare auf den Abdominalsegmenten in allen Kreuzungen über den Zahlen der Ausgangsstämme liegen, ist in gleicher Weise als Folge der Neukombination der Modifikatoren zu betrachten. Ähnliche Feststellungen wurden von SPARROW und REED (1939) an den Scutellaborsten von *Drosophila* gemacht, deren Häufigkeit nach einer Auskreuzung anstieg.

Bemerkenswert ist, dass immer eine ,,Variation nach oben" im Sinne einer Verstärkung des Merkmals zur Beobachtung kommt. Das könnte so interpretiert werden, dass die Auskreuzung im System der Modifikatoren eine Lokkerung herbeiführt, die die von ihnen kontrollierten Gene — im vorliegenden Falle das Gen *Delta* — unabhängiger und selbständiger macht und ihnen damit eine verstärkte Einzelwirksamkeit ermöglicht.

Das Hauptproblem der Arbeit bestand in der Frage nach dem entwicklunsphysiologischen Zusammenhang zwischen zwei Teilen des Manifestationsmusters des pleiotropen Gens *Delta*. Die Resultate der beiden Kreuzungen *Delta* × *trans* und *Delta* × *Wild* besagen einwandfrei, dass *Delta*-Tiere mit Blasen dichter behaart sind als *Delta*-Tiere ohne Blasen. Gelingt es dem Gen *Delta* Blasen hervorzurufen, so ist

es auch in der Lage, die Behaarung in besonderem Masse zu steigern. Das spricht dafür, dass die entwicklungsphysiologischen Vorgänge, die zur Blasenbildung und zur Haarbildung führen, auf ein und dieselbe Grundreaktion zurückführbar sind und deshalb gleichsinnig reagieren.

An dieser Stelle soll auf einen Einwand hingewiesen werden, der durch die Ergebnisse der Arbeiten von Neel (1940 *a*, *b*) nahegelegt wird. Neel stellte fest, dass die Manifestation der Gene „*polychaetoid*" und „*Dichaete*" in Korrelation zur Körpergrösse steht (1940 *a*), und dass die Korrelationen verschiedener Behaarungs- und Borstenmerkmale in einer Reihe genotypischer Kombinationen der Gene „*hairy*", „*Hairy-wing*", und „*polychaetoid*" wahrscheinlich auf Beziehungen zur Körpergrösse zurückzuführen sind. Auf meine Untersuchungen übertragen, stellt sich daher die Frage, ob die erhöhte Haarzahl der Blasentiere nicht in Wirklichkeit nur die stärkere Behaarung grösserer Tiere darstelle.

Messungen der Körpergrösse sind von mir nicht vorgenommen worden, dementsprechend hat auch keine Auswahl der Tiere nach ihrer Grösse stattgefunden. Sind die *Dl*-Tiere mit Blasen gleichzeitig grösser als die *Dl*-Tiere ohne Blasen, so könnte ihre stärkere Behaarung als Ausdruck ihrer Grösse angesehen werden. Es würde sich dann aber der Zusammenhang zwischen Blasenbildung und Behaarung reduzieren auf einen Zusammenhang zwischen Blasenbildung und Körpergrösse. Selbst wenn sich solche Beziehungen nachweisen liessen, blieben Fragestellung und Ergebnisse von der gleichen Bedeutung. Die ins Auge gefassten Merkmale hätten dagegen eine Präzisierung erfahren, und es müsste damit gerechnet werden, dass zum pleiotropen Manifestationsmuster von *Delta* auch eine erhöhte Körpergrösse gehört.

Eine Herabsetzung der Temperatur ergibt in der Behaarung der Stämme uneinheitliche Resultate. Die einzelnen Segmente der Stämme reagieren hinsichtlich ihrer Behaarung auf Temperaturänderungen verschieden und ihr Verhalten ändert sich nach Genotypus und Geschlecht. Ähnliches ergaben die Untersuchungen von Child (1935), der die Thoracalborsten eines scute-Stammes bei verschiedenen Zuchttemperaturen untersuchte und feststellen konnte, dass die verschiedenen Borsten in verschiedener Weise reagieren. Obwohl es sich bei Child um Einzelborsten handelt, während meine Arbeit die Behaarung der Sternite behandelt, können beide Unter-

suchungen insofern verglichen werden, als ja auch die Thoracalborsten an bestimmte Loci gebunden sind und als deren „Behaarung" betrachtet werden können.

Das verschiedenartige Verhalten der Sternalbehaarung bei erniedrigter Temperatur gilt für die Stämme; bei den Auskreuzungen ist das nicht in gleicher Weise der Fall. Hier findet infolge der Temperaturverminderung in allen Fällen eine Vermehrung der Haare statt. Die *Delta*-Tiere mit Blasen bei 18° haben mehr Haare als die *Delta*-Tiere mit Blasen bei 25°. Es steht dies in vollem Einklang mit den Ergebnissen von Hadorn und Lachenal (1943), die bei 18° eine starke Penetranzerhöhung feststellten. Das Gen *Delta* bewirkt bei erniedrigter Zuchttemperatur häufiger Blasen und gleichzeitig mehr Haare. Damit ist ein weiterer Faktor bekannt — Temperaturverminderung — der, ebenso wie das genetische Milieu, die verschiedenen Teile des Manifestationsmusters des pleiotropen Gens *Delta* in der gleichen Richtung beeinflusst.

Der Umstand, dass sich alle bisher besprochenen Modifikatoren des Gens *Delta* — darunter genetische sowie Aussenfaktoren — auf die verschiedenen Teile des Manifestationsmusters gleichsinnig auswirken, kann kaum anders interpretiert werden, als dass in der Kette der entwicklungsphysiologischen Prozesse, die zur Haarbildung einerseits und zur Blasenbildung andererseits führen, ein gemeinsames Wegstück besteht, in dessen Ablauf das Gen *Delta* eingreift.

In der Auskreuzung mit dem *Bar*- Stamm ist zwar eine deutliche Penetranzsteigerung für Blasen festzustellen, die Blasentiere besitzen aber nicht oder nur unwesentlich mehr Haare als die Tiere ohne Blasen. Daneben haben aber die heterozygoten *Bar*-Tiere z. T. mehr Haare als die homozygoten. *Bar* selbst oder ein *Bar*-Chromosom wirkt also- im Masse seiner Dosierung — hemmend auf die Behaarung, während anderseits dem *Delta*faktor durchaus die Möglichkeit gegeben ist, Blasen zu bilden.

Diese Beobachtungen können mit der oben gegebenen Deutung der Ergebnisse meiner Arbeit in Einklang gebracht werden, wenn ange-

nommen wird, dass die hemmende Wirkung des *Bar*faktors auf die Behaarung zu einem Zeitpunkt eintritt, in dem das entwicklungsphysiologische Geschehen, welches die Haarbildung bedingt, nicht mehr im Zusammenhang steht mit der Bildung von Flügelblasen. In diesem Falle wäre die Wirkung des Gens *Delta* durch die Auskreuzung mit dem *Bar*-Stamm ebenso gesteigert worden, wie in den anderen Kreuzungen, was sich in der erhöhten Penetranz bezw. dem Auftreten von Blasen bemerkbar macht. Die vermehrende Wirkung von *Delta* auf die Haarbildung wäre sekundär durch die hemmende Wirkung von *Bar* kompensiert worden. Für *Bar* wäre demnach gegenüber *Delta* eine Antitropie (Hadorn u. Lachenal 1943) bezüglich des Behaarungsphäns anzunehmen, ohne dass damit eine Antitropie bezüglich des Blasenphäns verbunden zu sein braucht. Eine solche Deutung würde gestützt, wenn es sich herausstellte, dass die Blasenpenetranz in einer Kreuzung *Delta* × *Bar* unabhängig ist von der heterozygoten oder homozygoten Dosierung des Gens *Bar*.

In dieser Arbeit ist weiterhin festgestellt worden, dass die Sternite der Abdominalsegmente nicht gleichmässig mit Haaren besetzt sind. Bei den verschiedenen Genotypen ist die Verteilung der Haare auf die einzelnen Segmente verschieden. Als allgemeines Charakteristikum ist ein Ansteigen der Haarzahl vom III. zum IV. und ein Abfall vom V. zum VI. Segment bei den Weibchen festzustellen; bei den Männchen fehlt das VI. Segment und es fehlt damit hier das abfallende Stück der Behaarungskurve. Diese Beobachtungen legen es nahe, die Verteilung der Haare mit einem Gradienten in Verbindung zu bringen, der im Abdomen von vorn nach hinten zunächst ansteigt, um dann — im weiblichen Geschlecht — wieder abzufallen. Es wäre z. B. möglich, dass die haarbildenden Areale der Sternalplatten in dieser Weise zu- und wieder abnehmen, entsprechend dem Umfang des Abdomens, der bei den Weibchen auf der Höhe des IV. und V. Segments seine grösste Ausdehnung besitzt. Auch bei den Männchen scheint die Fläche der Sternalplatten von vorn nach hinten zuzunehmen. In diesem Falle wäre das Verteilungsmuster der Haare z. T. als Funktion der Sternitengrösse aufzufassen (Abb. 1).

Neben einem solchen intersegmentalen Gesamtfaktor müssen aber noch segment-

eigene Faktoren vorhanden sein, die an der Bestimmung der in einem Segment realisierten Haarmenge beteiligt sind. Das geht deutlich daraus hervor, dass durch herabgesetzte Zuchttemperatur die Haarzahl einzelner Segmente unabhängig von der der übrigen Segmente variiert wird.

IV. ZUSAMMENFASSUNG

1. Zur Untersuchung der Beziehungen zwischen den verschiedenen Wirkungen des pleiotropen Gens *Delta* wurde seine Fähigkeit, Flügelblasen zu bilden, in Zusammenhang mit seiner Beeinflussung der Körperbehaarung verfolgt. Die Behaarung wurde untersucht, indem die Haare auf den Sterniten der Abdominalsegmente gezählt wurden. Dies wurde an einem *Delta*-Stamm und drei anderen Stämmen durchgeführt, sowie an den Auskreuzungen des *Delta*-Stamms mit den übrigen Stämmen. In der *Delta*-Nachkommenschaft dieser Auskreuzungen wurde die Behaarung verglichen zwischen Tieren mit Blasen und solchen ohne Blasen. Die Behaarung sowohl der Stämme, wie der Kreuzungen, wurde ebenfalls bei einer auf 18° erniedrigten Zuchttemperatur untersucht.

2. Es ergab sich für die Stämme und Kreuzungen, dass die einzelnen Abdominalsegmente nicht gleichmässig mit Haaren besetzt sind, sondern dass ein Verteilungsmuster der Haare besteht. Dieses Verteilungsmuster variiert nach Genotypus, Geschlecht und Zuchttemperatur in wechselndem Masse.

3. In der *Delta*-Nachkommenschaft der Kreuzungen *Delta* × *trans* und *Delta* × *Wild* besitzen die Tiere mit Flügelblasen mehr Haare als die Tiere ohne Blasen, bei 25° Zuchttemperatur. Bei 18° zeigen die gleichen Genotypen — entsprechend einer von Hadorn und Lachenal (1943) nachgewiesenen Penetranzsteigerung für Flügelblasen — einen weiteren Anstieg der Haarzahlen.

4. In der Kreuzung des *Delta*-Stammes mit einem *Bar*-Stamm treten in der Nachkommenschaft ebenfalls häufig Blasen auf. Die Blasentiere besitzen jedoch in diesem Falle nicht — oder nur unwesentlich — mehr Haare als die *Dl*-Tiere ohne Blasen. Dagegen lässt sich für die 25° *Dl*-Männchen, mit oder ohne Blasen, nachweisen, dass sie mehr Haare besitzen, wenn ein X—Chromosom

ohne Barfaktor vorhanden ist. Die Herabsetzung der Zuchttemperatur erhöht auch in dieser Kreuzung die Behaarungsdichte.

5. Die Ergebnisse zeigen, dass jene Faktoren, die das Gen *Delta* bei der Erzeugung von Flügelblasen unterstützen, gleichzeitig seine vermehrende Wirkung auf die Behaarung steigern; daraus wird geschlossen, dass die haarbildenden und blasenbildenden Prozesse an jener Stelle entwicklungsphysiologisch verknüpft sind, an der das Gen *Delta* zur Aktivität gelangt. Die Ausnahme im Falle der Kreuzung *Delta* × *Bar*, wo die Manifestation von Blasen nicht von einer entsprechenden Vermehrung der Haare begleitet ist, wird als eine spezifische, die *Delta*wirkung überlagernde Hemmung der Haarbildung durch den *Bar*-Locus gedeutet.

LITERATURVERZEICHNIS

1923. Bridges, C. B. and Morgan, T. H. *The third-chromosome group of mutant characters of Drosophila melanogaster.* Publ. Carneg. Inst. Nr. 327.

1935. Child, G. *Phenogenetic Studies on scute-1 of Drosophila melanogaster. I. The Associations between the bristles and the effects of genetic modifiers and temperature.* Genetics. Vol. 20.

1941. Hadorn, E. *Hormonale und genetische Voraussetzungen der Metamorphose.* Rev. suisse Zool. T. 48.

1943. Hadorn, E. und Gloor, H. *Cryptocephal, ein spät wirkender Letalfaktor bei Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. T. 50.

1943. Hadorn, E. und Lachenal, A. *Ueber die Penetranz einer Ger-bedingten Flügelabnormität bei Drosophila melanogaster.* Arch. Jul. Klaus. Bd. 18.

1945. Hadorn, E. *Zur Pleiotropie der Genwirkung.* Arch. Jul. Klaus Erg. Bd. zu 20.

1943. Haskell, G. M. L. *The polygenes affecting the manifestation of scute in Drosophila melanogaster.* J. of Genet. Vol. 45.

1941. Mather, K. *Variation and selection of polygenic characters.* J. of Genet. Vol. 41.

1942. Mather, K. *The balance of polygenic combinations.* J. of Genet. Vol. 43.

1940 *a*. Neel, J. V. *The interactions of temperature, body size and character expression in Drosophila melanogaster.* Genetics. Vol. 25.

1940 *b*. NEEL, J. V. *Studies on the action of mutations affecting the chaetae of Drosophila melanogaster*. I. *The interaction of hairy, polychaetoid and Hairy-wing*. Genetics. Vol. 26.

1940. SPARROW, A. H. and REED, S. C. *The „extra-bristle" complex in Drosophila melanogaster and its reaction with scute-8*. J. of Genet. Vol. 39.

1944. WIGAN, L. G. *Balance and Potence in natural populations*. J. of Genet. Vol. 46.

Tome 54, nº 27. — Décembre 1947

Aus dem Zoologisch-vergleichend anatomischen Institut
der Universität Zürich

Phänokopie-Versuche mit Äther an *Drosophila*

von

Hans GLOOR

Mit 16 Tabellen und 20 Textabbildungen.

(Ausgefûürt und herausgegeben mit Unterstützung durch die Georges und Antoine Claraz-Schenknug.) [1]

INHALTSVERZEICHNIS

---

[1] Dem Kuratorium sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

EINLEITUNG

Die zielbewusste experimentelle Erzeugung von Modifikationen haben wohl als erste Dareste (u. a. 1899) und Stockard (u. a. 1907) bei Wirbeltieren, bei Insekten hauptsächlich Standfuss (u. a. 1898) und Tower (1906) durchgeführt. Während die Experimente an Wirbeltieren zum vornherein den Charakter von entwicklungsphysiologischen Versuchen hatten, ist man sich über die Tragweite der Phänokopie-Versuche bei *Drosophila* noch nicht im klaren. Vielleicht können solche Versuche bis zu einem gewissen Grade Ersatz bieten für die hier während der Embryonalentwicklung mit grössten Schwierigkeiten verbundenen operativen Eingriffe nach Art der klassischen entwicklungsphysiologischen Methoden. Vielleicht können sie auch Aufschlüsse über Probleme der Genphysiologie geben.

Goldschmidt (1920) kam bei Diskussion der Standfuss'schen Ergebnisse zum Schluss, dass der Temperaturreiz in bestimmter Weise in genbedingte Entwicklungsabläufe eingreift und sie so verschiebt, wie sonst ein mutiertes Gen den gleichen Ablauf verschiebt. Die Beobachtung, dass bestimmte Modifikationen phänotypisch mit bestimmten Mutationen übereinstimmen können, findet sich dann wiederholt in verschiedenem Zusammenhang in der Literatur, so bei H. und N. Timoféeff-Ressovsky (1926), Guyénot (1929), Goldschmidt (1929). Als erster hat Goldschmidt (1929) an *Drosophila* systematische Untersuchungen über dieses Problem

angestellt. In einer ausführlichen Arbeit (1935) bezeichnete er Modifikationen, die bestimmte Mutationen phänotypisch kopieren, als Phänokopien der betreffenden Mutanten. Der Begriff der Phänokopie hat sich seither eingebürgert und wird auch in der Wirbeltiergenetik verwendet (vergl. GRÜNEBERG 1943).

Wenn man die wichtigsten der Versuche an *Drosophila* überblickt, bei denen als Haupt- oder Nebenbefund Phänokopien erzielt wurden, so stellt man fest, dass bisher nur einige wenige Mittel zur Erzeugung von Phänokopien herangezogen worden sind. Es sind dies:

Ultraviolette Strahlen (GEIGY 1926, 1931, EPSTEINS 1939, ELOFF 1939).

Röntgenstrahlen (FRIESEN 1936, HASKINS u. ENZMANN 1937, ENZMANN u. HASKINS 1938, 1939, LOBASHOV u. SOLODOVNIKOV 1939, GRATZIANSKY 1939, WADDINGTON 1942 *a*, *b*, BLANC u. BRAUN 1942, BLANC u. VILLEE 1942, VILLEE 1946).

Neutronen (ENZMANN u. HASKINS 1939).

Extreme Temperaturen, Temperaturschocks (GOLDSCHMIDT 1929, 1935, JOLLOS 1930, 1933, 1934, GOTTSCHEWSKI 1934, PLOUGH u. IVES 1935, BUCHMANN u. TIMOFÉEFF 1938, CHILD, BLANC u. PLOUGH 1940, HENKE, v. FINCK u. SUNG-YÜN MA 1941, SUNG-YÜN MA 1943).

Verschiedene Chemikalien (GERSHENSON 1939, RAPOPORT 1939, 1940 *a*, *b*).

Chemisch erzeugte Phänokopien wurden meist nur als beiläufige Ergebnisse in Experimenten zur chemischen Mutationsauslösung erhalten. Die Durchführung ausgedehnter Versuche mit Chemikalien wäre jedoch wünschenswert, weil hier die Auswahl von modifizierend in die Ontogenese eingreifenden Agentien unbeschränkt ist, und deshalb durch den Vergleich von Auswirkungen verschiedener Mittel vertiefte Einblicke in das Wesen der Phänokopie und damit in genetisch-entwicklungsphysiologische Probleme erwartet werden können.

Es war das Ziel der vorliegenden Arbeit, an einem Beispiel die chemische Auslösung von Phänokopien bei *Drosophila* unter möglichst exakten Versuchsbedingungen zu prüfen und dadurch einen Beitrag zur Diskussion der mit den Phänokopie-Erscheinungen zusammenhängenden Probleme zu leisten. Die wichtigsten dahin gehörenden Fragen sind:

1. Sind die Möglichkeiten und Grenzen der erblichen und nichterblichen Variation die gleichen ? Kann jede mutative phänotypische Veränderung auch als Phänokopie erhalten werden und kann umgekehrt jede somatische Modifikation auch durch eine Mutation erzeugt werden ?

2. Besteht die Möglichkeit, Phänokopien herzustellen welche an der gleichen Stelle und in gleicher Weise in den Entwicklungsgang eingreifen wie die entsprechenden mutierten Gene ? Können davon Einblicke in die normale Genphysiologie erhofft werden ?

Als Teilprobleme sind vorerst Fragen der Spezifität von Bedeutung. Werden von verschiedenen modifizierenden Mitteln bestimmte Gruppen von Phänokopien erzeugt; gibt es Merkmale, die nur durch einen bestimmten chemischen Eingriff hervorgerufen werden können ? Wenn eine somatische Veränderung durch eine Mutation mit hundertprozentiger Penetranz entsteht, dann sollte es theoretisch möglich sein, auch eine Phänokopie-Rate von 100% zu erreichen. In diesem Zusammenhang ist vor allem die Frage der Dosierung von Interesse.

Für die Untersuchung wurde zur Hauptsache *Drosophila melanogaster* verwendet, in kleinerem Umfang zu Vergleichszwecken auch *Drosophila hydei.* Da ein sehr starker Parallelismus der erblichen Variabilität bei verschiedenen nahe verwandten Arten besteht, ist es interessant, festzustellen, wie weit sich ein solcher Parallelismus auch auf rein phänotypische Veränderungen erstreckt, und ob dabei Schlüsse auf „Homologien" im Genbestand nahegelegt werden (vergl. VAVILOV 1922, H. u. N. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1926, BODENSTEIN 1940).

MATERIAL UND METHODEN

Stämme. Zu den Versuchen wurden verschiedene Wildstämme von *Drosophila melanogaster*, benützt, nämlich *Berlin-Inzucht*, *Liestal*, *Monthey*, *Zürich*. Der Stamm *Berlin-Inzucht* wird seit Jahren im zoologischen Institut der Universität Zürich gehalten, die übrigen drei stammen aus Fängen der letzten Jahre. Unter Inzucht gehalten und geprüft war lediglich der erstgenannte Stamm, er erwies sich aber als nicht ganz homogen. Es war daher nötig, für alle Stämme grössere Kontrollversuche durchzuführen. Im Text und in den Tabellen sind die Stämme zum Teil abgekürzt mit den Anfangsbuchstaben *B*, *L*, *M*, *Z* aufgeführt. Für einen Teil der Versuche wurde als zweite Art *D. hydei* herangezogen, und

zwar wurde ein Wildstamm *Ascona* benützt. Zu besonderen Versuchen dienten ausserdem die *melanogaster*-Stämme „*naked*" und *y cv v f*.

Zuchtmethoden. Zuchttemperatur 25° ± 1°. Mais-Zucker-Agar-Standardfutter. Für je 100 Larven wurden ca. 35 ccm Futter gerechnet. Als Zuchtgefässe dienten 0,2 *l* fassende Milchflaschen.

Zur Gewinnung grösserer Sätze von Individuen gleichen Alters wurden 2-Stunden-Gelege angesetzt. Die dazu nötigen Massenzuchten umfassten 20—40 Fliegenpaare und wurden in 500 ccm-Bechergläsern bei mehrmals täglich gewechseltem Futter gehalten. Es wurden nur die Eier von 5—14tägigen Fliegen verwendet, da in diesem Altersbereich optimale Fertilität zu erwarten ist (vergl. HADORN u. ZELLER 1942).

Für jede Gruppe von Eiern, die im Laufe von zwei Stunden abgelegt worden sind, kann das Alter auf ± eine Stunde genau angegeben werden. In einem besonderen Fall wurde mit einstündigen Gelegen experimentiert, so dass hier das tatsächliche Alter vom angegebenen um höchstens ± eine halbe Stunde abweichen kann. Es ist bekannt, dass die Eier nach der Befruchtung unter Umständen noch einige Zeit im Uterus zurückgehalten werden, sodass man nur mit einer beschränkten Genauigkeit rechnen darf, wenn man das Alter auf den Zeitpunkt der Eiablage bezieht. Diese Fehlerquelle kann bedeutend verringert werden dadurch, dass die Fliegen ständig frisches und vorher gut (ca. 24 Stunden) angegorenes Futter erhalten. Alle Altersangaben sind also für Embryonen und Larven von Zeitpunkt der Eiablage an gerechnet. Die Genauigkeit solcher Zeitangaben ist relativ gut, dagegen sind bei verpuppungsreifen Larven, Vorpuppen und Puppen die individuellen Unterschiede schon so gross, dass der Moment des Metamorphose-Beginnes innerhalb der aus einem 2-Stunden-Gelege entstandenen Larvenpopulation regelmässig um einige Stunden schwankt. Es müssen deshalb für genaue Altersbestimmungen die Larven im Augenblick der Puparisierung ausgesucht werden. Trotzdem sind dann bei älteren Puppen die Schwankungen wieder recht beträchtlich. Es wurde deswegen bei älteren Entwicklungsstadien auf genaue Altersangaben verzichtet, besonders da es sich hier nur um orientierende Versuche handelte, und die Hauptversuche an Embryonen ausgeführt wurden.

Das Sammeln der Eier liess sich bequem in der Weise handhaben, dass kleine Futterklötzchen von etwa 0,5 × 1,5 × 3 cm Kantenlänge frisch zugeschnitten und auf Objektträger gelegt dargeboten wurden. Im Allgemeinen wurde durch Zählung der nicht geschlüpften Eier einmal kurz nach Eiablage und dann 30 Stunden später die Schlüpfrate festgestellt. Zu diesem Zwecke musste das Futter stets durch beigemischte Kohle *(Carbo adsorbens)* schwarz gefärbt werden. Nach Behandlung der Eier wurden die jeweils geschlüpften Larven samt dem Futter in Zuchtflaschen übertragen. Für die Gewinnung älterer Entwicklungsstadien erfolgte die Aufzucht in flachen Schalen mit ca. 12 cm Durchmesser und 50 ccm Futterinhalt.

Behandlung[1]. Eier, Larven, Vorpuppen und Puppen wurden in verschiedenen willkürlich gewählten Altersstadien einer Äthereinwirkung bei 25° ausgesetzt. Zu diesem Zweck diente eine von ätherdampfhaltiger Luft durchströmte Kammer (Ziffer 5 in Abb. 1). Die Eier wurden samt dem Futterstückchen eingelegt, die Larven, Vorpuppen und Puppen ausgeschwemmt, getrocknet und auf Filterpapier oder Watte in die Kammer gesetzt. Zur Aufrechterhaltung einer einigermassen konstanten Luftfeuchtigkeit wurde die Pressluft zunächst durch eine Waschflasche mit konzentrierter Schwefelsäure geleitet, dahinter war eine Flasche mit Glaswatte zum Auffangen etwa mitgerissener Schwefelsäure-

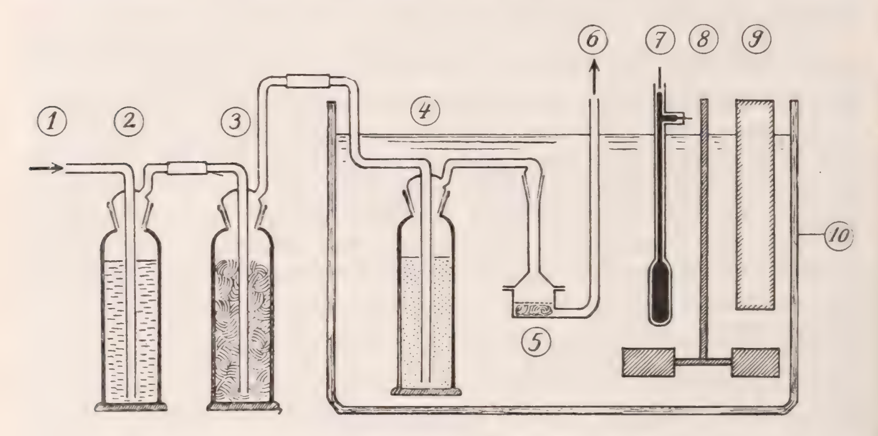


ABB. 1.

Schematische Skizze der Versuchsanordnnug 1. Pressluft-Zuleitung. 2 Waschflasche mit konzentrierter Schwefelsäure. 3 Waschflasche mit Glaswatte. 4 Ätherflasche. 5 Kammer für die Versuchstiere. 6 Ätherluft-Ableitung. 7 Thermostat. 8 Rührwerk. 9 Heizung. 10 wassergefüllte Glaswanne.

Tröpfchen geschaltet (Ziffern 2 und 3 in Abb. 1). Die Luft wurde sodann durch eine 200 ccm fassende Flasche mit reinem wasserfreiem Äthyläther $(C_2H_5)_2O$ und anschliessend, mit Ätherdampf bei 25° annähernd gesättigt, durch die Versuchskammer geschickt und dann ins Freie abgeleitet. Um eine gleichbleibende Temperatur und Erwärmung der Ätherluft auf 25° sicherzustellen, wurde die Versuchseinrichtung, wie in Abb. 1 dargestellt, in Wasser eingetaucht. Heizvorrichtung, Quecksilberthermostat und ein ununterbrochen arbeitendes Rührwerk (Ziffern 7—9 in Abb. 1) sorgten für konstante Temperatur und raschen Temperaturausgleich in der 50 Liter Wasser enthaltenden Wanne. Die Versuchskammer war so klein bemessen (Rauminhalt 13 ccm), dass ein ständiger rascher Luftwechsel

[1] Fur seine Ratschläge und Hilfe möchte ich an dieser Stelle Herrn Prof. G. SCHWARZENBACH (Chemisches Institut der Universität Zürich) herzlich danken.

an allen Stellen der Kammer gewährleistet schien. Die Temperatur war in der Versuchskammer konstant 25°, wie wiederholte Kontrollen mit einem eingesetzten kleinen Thermometer zeigten.

In die Apparatur wurde ein gleichmässiger Luftstrom von 90 ccm pro Minute geschickt. Da auf einen Liter Luft bei Sättigung 2,93 Liter Äther kommen, gehen durch die Kammer ca. 350 ccm Ätherluft in der Minute. Ein Liter durchgepresste Luft würde 8,4*g* = 11,7 ccm Äther aufnehmen. Wiederholte Kontrollen am Apparat (Volumenverlust des flüssigen Äthers oder Adsorption des Äthers aus der ausströmenden Ätherluft mit Silicagel und sofort anschliessende Wägung) ergaben jedoch einen Verbrauch von nur 10—11 ccm Äther. Es wurde also bei dieser Versuchsanordnung keine hundertprozentige Äthersättigung erreicht, sondern nur eine solche von rund 90%. Volle Sättigung käme vermutlich zustande, wenn statt eines einfachen Glasrohres ein feiner Luftverteiler zur Einleitung der Luft in die Ätherflasche benützt würde.

Die beschriebene Einrichtung erlaubt es, die Applikation des Äthers genau zu dosieren. Immerhin muss mit verschiedenen kleinen Fehlerquellen gerechnet werden. Es können zum Beispiel Schwankungen des atmosphärischen Druckes und Druckschwankungen in der Pressluftleitung, oder es kann die während des Versuches stattfindende Abnahme des Äthervolumens die Menge des in der Zeiteinheit durch die Versuchskammer gehenden Äthers verändern.

Im Laufe der Untersuchung ergab sich die Notwendigkeit, den Äther über längere Zeit in verdünnter Dosis einwirken zu lassen. Dies wurde erreicht durch Verwendung von Mischungen aus Äther und Schwefelsäure. In solchen Gemischen ist der Ätherdruck um bestimmte Beträge herabgesetzt. Ein Gemisch von 2 Volumenteilen Schwefelsäure und 5 Teilen Äther gab bei der Durchströmung mit Pressluft pro Liter Luft 0,73 ccm Äther ab, dem entspricht eine ca. 6,3 prozentige Sättigung der ausströmenden Ätherluft.

1. EMPFINDLICHKEIT DER *DROSOPHILA* GEGENÜBER ÄTHERDAMPF

Nach GOLDSCHMIDT (1935) besteht für Phänokopien eine Dosis-Abhängigkeit hinsichtlich Expositionsdauer und Behandlungsstärke. Eine erste systematische Untersuchung darüber veröffentlichten BLANC und BRAUN (1942). Sie stellten für Röntgen-Phänokopien eine nicht proportionale Zunahme mit der Dosis fest. Ein Ansteigen der Phänokopie-Rate mit der Dosis kann in irgendeiner

Form auch bei Versuchen mit Äther erwartet werden. Dieses Verhalten konnte aber nur an einem einzigen Beispiel geprüft werden (S. 684). Da eine grössere Anzahl von verschiedenen Entwicklungsstadien in willkürlich gewählten Abständen getestet wurden, war es im Allgemeinen nicht möglich, gleichzeitig noch grössere Versuchsreihen mit verschiedener Dosierung anzusetzen. Es musste vielmehr jeweils in Vorversuchen eine geeignete mittlere Dosis ausfindig gemacht werden, und zwar wurde diejenige Dosis gewählt, bei deren Anwendung rund die Hälfte der behandelten Individuen sich noch bis zur Imago weiterentwickeln konnte. Die Bestimmung einer derartigen halbletalen Dosis kann nicht genau sein, schon deshalb nicht, weil die Resultate in den einzelnen Versuchen bedeutenden unkontrollierbaren Schwankungen unterliegen. Besonders aber deswegen, weil schon in unbehandelten normalen Zuchten die verschiedenen Stämme beträchtlich verschiedene Schlüpfraten und Aufwachszahlen zeigen können (Reiff 1945). Die Schlüpfrate gibt ein Bild der embryonalen Letalität, sie wird aber auch beeinflusst durch den etwaigen Anteil an unbefruchteten Eiern. Für die imaginale Aufwachszahl (Anzahl der geschlüpften Fliegen bezogen auf Zahl der Eier) ist ausser der Schlüpfrate die nachembryonale Sterblichkeit bestimmend. Die letztere gibt an, wieviele der aus dem Ei geschlüpften Individuen im Laufe der weiteren Entwicklung absterben. Der Hauptanteil der nachembryonal Absterbenden entfällt auf die jüngeren Larvenstadien. Ältere Larven, sowie Vorpuppen und Puppen gehen nur in geringer Zahl zugrunde (höchstens 5%), und für diese Stadien wird die Sterblichkeit durch die Behandlung im Embryonalstadium nicht erhöht. Die Stämme *L* einerseits und *Z* andererseits bildeten inbezug auf *a*) Schlüpfrate und *b*) imaginale Aufwachszahl unter den hier verwendeten *melanogaster*-Stämmen die Extreme (Tab. 2): *L* mit *a*) 97% und *b*) 86%, *Z* mit *a*) 91% und *b*) 75%. Der *hydei*-Stamm distanzierte sich noch erheblich mit *a*) 82% und *b*) 76%. Da sich die angeführten Fertilitätsdaten mit zunehmendem Mutteralter in gesetzmässiger Weise verändern (Hadorn und Zeller 1942), können diese ohne exakte Berücksichtigung des Mutteralters gewonnenen Zahlen nur die Bedeutung von rohen Mittelwerten haben.

Ohne dem Rechnung zu tragen, gibt die Tabelle 1 für verschiedene Entwicklungsstadien die ungefähre Dosis an, die genügt,

um etwas weniger als die Hälfte der behandelten Individuen abzutöten. Wenn man die angegebenen Behandlungszeiten verwendet, erhält man also etwa halb soviele Fliegen, als Entwicklungsstadien mit Äther behandelt wurden. Wie die Zeitangaben der Tab. 1

Tabelle 1.

Die Behandlungszeiten (Äther) für verschiedene Entwicklungsstadien von Drosophila melanogaster *und* hydei, *denen je eine Aufwachsrate von ca. 50% entspricht.*

		D. melanogaster		*D. hydei*	
		Alter nach Eiablage Stunden	Behandlungszeit Minuten	Alter nach Eiablage Stunden	Behandlungszeit Minuten
Frisch abgelegte Eier		0-2	10	0-2	5½
Frisch geschlüpfte Larven . .		22	2½	25	2
Larven des II. Stadiums . . .		46	1½	81	1
Verpuppungsreife Larven . . .		96	3½	150	1½
Vorpuppen	0- 1 h	—	1	—	5/6
	2- 6 h	—	2	—	5/6
	7-11 h	—	2½	—	5/6
Puppen	Frisch	120-130	3	170-180	3½
	Beginn der Augenausfärbung .	148	3	200	3½
	Schlüpfreif . . .	172	5	250	4

zeigen, verändert sich die Empfindlichkeit gegenüber Äther im Laufe der Entwicklung erheblich. An auffallendsten sind diese Unterschiede innerhalb der Embryonalentwicklung (in der Tab. nicht angegeben). Während nämlich bei frisch abgelegten Eiern von *Drosophila melanogaster* eine 10 Minuten dauernde Behandlung die gewünschte Wirkung hat, ist zur Erzielung des gleichen Effektes bei im Mittel 3—4 Stunden alten Eiern bereits die doppelte Dosis erforderlich und bei Eiern von 15—16 Stunden mittlerem Alter die

dreifache Dosis (Tab. 2). Die Empfindlichkeit nimmt also im Laufe der Embryonalentwicklung ab. Bei möglichst jung behandelten Eiern (im Mittel ½ Stunde nach Eiablage) scheint sie am grössten zu sein. Es ist denkbar, dass die während der embryonalen, larvalen und imaginalen Entwicklung zu beobachtenden Veränderungen in der Ätherempfindlichkeit teilweise mit Änderungen der Atmungsintensität zusammenhängen. Dass aber noch andere Faktoren eine Rolle spielen müssen, zeigen anderseits die deutlichen Unterschiede zwischen *melanogaster* und *hydei* (Tab. 1). Die kleinere

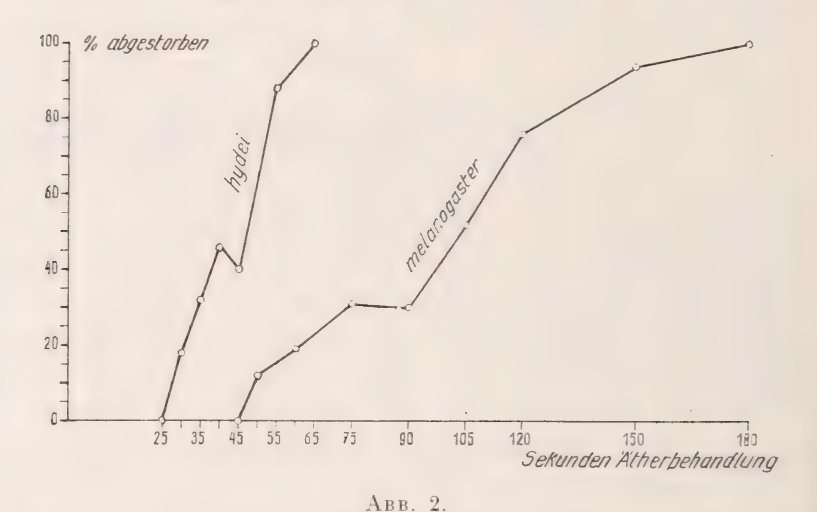


Abb. 2.

Verschiedene Empfindlichkeit frisch geschlüpfter Fliegen von *Drosophila melanogaster* und *hydei*. Auf der Abszisse ist die Dauer der Äthereinwirkung in Sekunden, auf der Ordinate der Prozentsatz der abgetöteten Fliegen aufgetragen.

Art verträgt im Allgemeinen bedeutend längere Behandlungszeiten. Das Gleiche gilt auch für die Fliegen (Abb. 2).

Ein Vergleich zwischen den Fertilitätsdaten (Schlüpfrate, imaginale Aufwachszahl, nachembryonale Sterblichkeit oder nachembryonale Aufwachszahl) verschiedener Stämme in der Normalentwicklung einerseits und bei Ätherversuchen anderseits müsste zeigen, ob auch zwischen verschiedenen Stämmen von *Drosophila melanogaster* Empfindlichkeitsunterschiede bestehen. Ein solcher Vergleich ist für die Wildstämme *L* und *Z* in Tab. 2 durchgeführt. Aus der Tabelle ist zu entnehmen, dass bei gleicher Behandlungsdauer häufig Unterschiede in der Sterblichkeit festzustellen sind, die

über normalerweise schon bestehende genetische Verschiedenheiten hinausgehen. Doch ist das Material zu wenig umfangreich, um eine Entscheidung in dieser Frage zu gestatten.

Untersuchungen über die Form der Abtötungskurve, die man bei schrittweiser Verlängerung der Äthereinwirkung auf ein be-

Tabelle 2.

Schlüpfrate, imaginale Aufwachszahl und nachembryonale Sterblichkeit unter normalen Bedingungen (Kontrollen) und im Äther-Versuch. Vergleich zwischen zwei Wildstämmen (L und Z).

Alter nach Eiablage Stunden	Behandlungszeit Minuten	Schlüpfrate %		Imaginale Aufwachszahl %		Nachembryonale Sterblichkeit[1] %	
		L	*Z*	*L*	*Z*	*L*	*Z*
Kontrollen	Kontr.	97	91	86	75	11	18
1	11	54	17	31	12	43	29
3-4	16	85	81	54	45	36	44
3-4	20	65	60	46	35	29	42
15-16	20	97	93	75	56	23	40
15-16	45	71	75	31	23	56	69
15-16	60	29	14	13	5	55	64

[1] Bezogen auf die geschlüpften Larven.

stimmtes Entwicklungsstadium erhält, wurden keine unternommen. Doch scheinen — allerdings ohne statistische Sicherung — die Kurven der Abb. 2 (für Fliegen) und der Abb. 3 (für Embryonen) zu zeigen, dass zwischen Ätherdosis und Prozentsatz der abgetöteten Individuen keine geradlinige Abhängigkeit besteht. Die Abbildung 3 demonstriert gleichzeitig, dass bei Ätherisierung der 15—16 Stunden alten Embryonen sowohl die embryonale als auch die nachembryonale Sterblichkeit zunehmen, und zwar in verschieden starkem Grade. Jedenfalls entfällt absolut genommen der Hauptanteil der ätherbedingten Sterblichkeit bei Behandlung der Eier auf die embryonale Entwicklungsphase. Bei Behandlung von

Larven entfällt fast der gesamte Anteil der Absterbenden auf das Stadium der Behandlung. Nur bei ätherisierten Puppen sind häufig

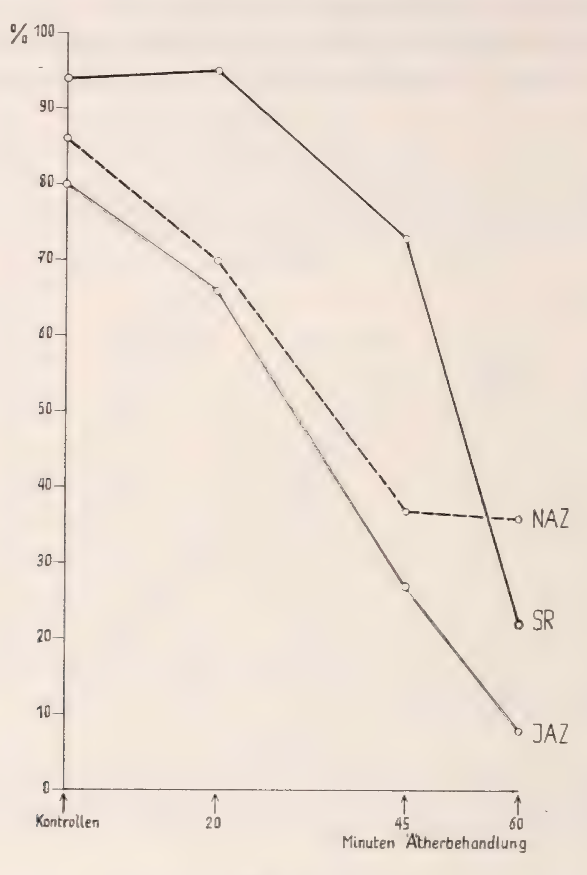


Abb. 3.

Veränderung der Schlüpfrate (SR), der nachembryonalen Aufwachszahl (NAZ = Zahl der Fliegen bezogen auf Zahl der geschlüpften-Larven) und der imaginalen Aufwachszahl (IAZ = Zahl der Fliegen bezogen auf Zahl der Eier) mit zunehmender Ätherdosis an einem Beispiel: Eier im mittleren Alter von 15—16 Stunden ätherisiert (*D. melanogaster*, Wildstamm *L*). Die Abnahme der SR beruht auf zunehmender embryonaler Sterblichkeit, die Abnahme der IAZ auf zunehmender embryonaler plus nachembryonaler Sterblichkeit. Die letztere nimmt in geringerem Masse zu (NAZ).

solche Individuen zu beobachten, die sich zunächst in imaginaler Richtung weiterdifferenzieren und erst nach einiger Zeit zugrundegehen. Doch war es im Rahmen dieser Untersuchung nicht möglich, genaue Feststellungen zu machen über das Absterbestadium und

über etwaige vorausgehende morphologische Veränderungen. Es wurden in der Regel nur die überlebenden geschlüpften Fliegen auf Modifikationen hin untersucht. Eine Ausnahme bildeten fertig differenzierte Imaginalstadien, die zwar nicht schlüpffähig, oder bereits abgestorben waren, jedoch leicht aus dem Puparium herauspräpariert werden konnten.

2. VERSUCHE MIT PUPPEN

Es war zunächst erforderlich, die Wirksamkeit des Äthers in verschiedenen Entwicklungsstadien zu prüfen und dabei gleichzeitig ein Stadium ausfindig zu machen, das für eine eingehendere Untersuchung besonders geeignet wäre.

TABELLE 3.

Ergebnisse der Ätherbehandlung im Puppenstadium.

	Junge Puppen		Mittlere Puppen
	D. hydei	*D. melanogaster* Stämme *L* und *Z*	*D. melanogaster* Stämme *L* und *Z*
Behandlungszeit Minuten . .	2	3	3
Sofort oder kurz nach Behandlung abgestorben . .	6	45	17
Schlüpfunfähige normale Imago	2	24	32
Schlüpfunfähige abnorme Imago Abdomen-Modifikation	33	142	60
Normale Fliegen	63	151	68
Abnorme Fliegen: Abdomen-Modifikation	36	36	12
Abnorme Fliegen: übrige Abnormitäten	1	10	1
Abdomen-Modifikation in % aller Individuen	49	44	38
Anzahl Versuche	3	6	3

Die zu den Versuchen verwendeten Puppen wurden in einem jüngeren Puppenstadium (ca. 125 Stunden bei *melanogaster*, ca. 200 Stunden bei *hydei*) oder in einem mittleren Stadium (140—150 Stunden bei *melanogaster*) den Ätherdämpfen ausgesetzt. Eine genaue Zeitangabe ist hier unangebracht, weil das Alter nicht in Bezug auf den Moment der Verpuppung, sondern auf denjenigen der Eiablage gerechnet wurde (vergl. S. 641).

Ätherisierte ältere Puppen (ca. 165 Stunden nach Eiablage bei *melanogaster*, Stadium mit braunroter Augenfärbung) entwickelten sich in der Regel normal weiter bis zur schlüpfreifen Imago, waren aber häufig nicht imstande zu schlüpfen und starben dann im Puparium. Unter den geschlüpften Fliegen fanden sich keine abnorm gestalteten oder gefärbten Individuen. Dasselbe gilt naturgemäss für solche Fliegen, die erst kurz vor dem Schlüpfen behandelt wurden; bei derartigen Versuchen konnten höchstens noch Störungen in der Entfaltung der Flügel resultieren.

Anders liegen die Verhältnisse bei jüngeren Puppen (Tab. 3). Sowohl unter den in diesen Experimenten geschlüpften Fliegen als auch besonders unter den fertig entwickelten, aber schlüpfunfähigen Tieren findet man einen erheblichen Prozentsatz von Individuen mit verschiedenen Störungen im Bereich des Hinterendes, besonders der Ventralseite des Abdomens.

Beschreibung der Modifikationen:

Als Einzelfälle traten Modifikationen folgender Art auf: Flügel geknickt, dorsal- oder ventralwärts gekrümmt oder nicht entfaltet. Wirbelartig gestörte Anordnung der Thoraxhaare. Allgemeine Verkürzung der Makro- und Mikrochaeten. Abgewinkelte oder verkürzte hintere Scutellarborsten. Beidseitige Unterbrechung der hinteren Querader und der Längsader V. Tarsalglieder 2—5 aufgebläht, Tarsen oder Beine verkrümmt oder verkürzt. Alle diese Modifikationen sind hier von geringem Interesse, weil sie in dieser zwar kleinen, aber immerhin rund 650 Tiere umfassenden Versuchsreihe nur sporadisch erschienen.

Andere Modifikationen dagegen, die man als ventrale und vorwiegend terminale Störungen im Bereich des Abdomens zusammenfassen kann, liessen sich leicht in praktisch bedeutender Anzahl reproduzieren (Tab. 3). Es handelt sich dabei um folgende Merkmale: einzelne oder

einige Sternite können fehlen, gespalten oder von unregelmässiger Gestalt sein, oft findet man statt der letzten Sternite eine braunbefärbte undifferenzierte Platte in der Art eines Wundverschlusses. Es können auch die äusseren Genitalien fehlen oder der After oder beides[1]. In den Genitalien oder anstelle derselben findet man ab und zu stielförmige Chitinpfropfen. In 5 Fällen waren die äusseren männlichen Geschlechtsorgane verdreht, was vermutlich dadurch zustandegekommen sein dürfte, dass die in der normalen Entwicklung stattfindende Rotation nicht zuende geführt wurde. Die letztere Modifikation trat nur nach Behandlung jüngerer Puppen, und zwar bei beiden behandelten Arten (*melanogaster* und *hydei*) auf. Die übrigen beschriebenen Abdomen-Missbildungen liessen sich ebensogut bei älteren Puppen hervorrufen (Tab. 3).

Es handelt sich offenbar in all diesen Fällen um eine stärkere oder schwächere ventral-abdominale Entwicklungshemmung. Tiere mit Missbildungen geringeren Grades können noch ausschlüpfen (z. B. Fliegen ohne After und äussere Geschlechtsorgane), wo aber die Abdomenspitze auf einem pupalen Entwicklungsstadium, vor Beginn der Pigmentierung, stehenbleibt, ist das Ausschlüpfen verunmöglicht. Beim Herauspräparieren solcher Tiere aus dem Puparium bleibt die feine unpigmentierte Haut am Puparium kleben; sie reisst ab, und es entsteht eine klaffende Oeffnung im Abdomen der Fliege.

3. VERSUCHE MIT VORPUPPEN

Die Dauer des Vorpuppenstadiums beträgt bei *Drosophila melanogaster* 11½ Stunden (ROBERTSON 1936), bei *D. hydei* 13 Stunden. Um das Alter von Vorpuppen einigermassen genau angeben zu können, ist es unerlässlich, das wirkliche Alter (Stunden nach Eiablage) zu vernachlässigen und das physiologische Alter zu bestimmen: nämlich die seit dem Eintritt der Puparisierung verstrichene Zeit. Für die Durchführung der Ätherversuche wurden

[1] Eine ähnliche, genetisch bedingte Missbildung bei *D. subobscura* beschreibt HALDANE (1945).

zunächst folgende Altersstadien verwendet: (Tab. 4) frische, höchstens eine Stunde alte Vorpuppen, mittlere (3—6 stündige) und späte (7—10 stündige) Vorpuppen.

TABELLE 4.

Ergebnisse der Ätherbehandlung im Vorpuppenstadium.

Altersstadien		Frische Vorpuppen		Mittlere Vorpuppen		Späte Vorpuppen	
Art		*Melanogaster*	*Hydei*	*Melanogaster*	*Hydei*	*Melanogaster*	*Hydei*
Behandlungszeit in Minuten .		1	1	2 ½	1	3	2
Anzahl Versuche		8	9	5	13	5	3
Abgestorbene Vorpuppen und Puppen	*a*) im Behandlungs-Stadium	31	26	101	101	118	43
	b) Kopf nicht ausgestülpt. Nur Augen pigmentiert	—	—	23	4	6	—
	c) Kopf nicht ausgestülpt. Ganz ausgefärbt .	—	—	—	—	1	—
	d) Kopf teilweise ausgestülpt. Nur Augen pigmentiert	—	—	7	—	2	—
	e) Kopf teilweise ausgestülpt. Ganz ausgefärbt	—	—	—	—	2	—
	f) Kopf augestülpt. Unpigmentiert	12	4	7	23	38	16
	g) Schlüpfreife Imago, abnorm	3	—	1	—	38	6
	h) Schlüpfreife Imago, normal	—	1	4	—	18	—
Normale Fliegen		63	20	17	12	131	4
Abnorme Fliegen		—	1	4	3	18	2

Von den geschlüpften Fliegen war ein geringer Teil abnorm. Die folgenden Modifikationen erschienen als Einzelfälle: Störung im Flügelgeäder (unvollständige Längsader IV), blasig aufge-

triebener Flügel, nicht entfaltete Flügel, geknickte vordere Scutellarborsten, verbreiterte Tarsen. Andere Modifikationen waren wiederholt zu beobachten und zeigten ausserdem eine gewisse Abhängigkeit vom Behandlungsalter, nämlich: 1. anormale Ausbildung des Humerus (Die Humerus-Scheibe ist nicht oder nur unvollständig ausgestülpt). Diese Modifikation entstand bei frischen und bei mittleren Vorpuppen, und zwar bei *melanogaster* (3 Fälle) und bei *hydei* (4 Fälle). 2. Leichte Verkrümmung und zum Teil Verkürzung einzelner oder mehrerer Beine, bei alten *melanogaster*-Vorpuppen (11 Fälle). 3. Abnorme Gestaltung des Hinterendes. Die äusseren Geschlechtsorgane sind verdreht oder unvollständig oder fehlen ganz, zusammen mit dem After. Bei alten Vorpuppen von *melanogaster* (3 Fälle) und *hydei* (1 Fall).

Ähnliche Merkmale wie die hier unter 1—3 aufgeführten zeigen die in Tab. 4 als abnorm bezeichneten, fertig ausdifferenzierten Puppen (Rubrik *g*), nämlich je 3 Fälle von Verkrümmung der Beine bei frischen *melanogaster*- und späten *hydei*-Vorpuppen, ferner eine mittlere und 8 späte *melanogaster*- sowie 3 *hydei*-Vorpuppen mit unvollständig differenziertem Hinterende. Die Spitze des Abdomens ist bei solchen Tieren völlig pigmentfrei geblieben. Aus der Tab. 4 geht hervor, dass derartige Störungen am häufigsten nach Behandlung älterer Vorpuppen auftreten. Offenbar deswegen, weil in diesem Fall ein höherer Prozentsatz von Versuchstieren eine normale Verpuppung und mehr oder weniger normale Imaginalentwicklung durchführen kann.

Interessant ist an dieser letzgenannten Modifikation die Tatsache, dass sie in — soweit dies ohne mikroskopische Untersuchung beurteilt werden kann — genau gleicher Form auch nach der Behandlung von Puppen auftritt (S. 650). Bei den im Vorpuppenstadium mit einer gewissen Regelmässigkeit ausgelösten Modifikationen handelt es sich wahrscheinlich wie bei den entsprechenden nach Behandlung von Puppen erhaltenen Modifikationen um Hemmungsmissbildungen. Diese unregelmässige Störung des Hinterendes könnte vielleicht darauf beruhen, dass die Produktion oder die Wanderung eines vom Vorderkörper ausgehenden diffundierenden Stoffes oder Differenzierungsstromes beeinträchtigt wird.

Aus Tab. 4 ist ersichtlich, dass der grösste Teil der infolge der

Ätherbehandlung absterbenden Vorpuppen (Rubrik *a*) keine äusserlich sichtbaren Zeichen einer Weiterentwicklung erkennen lassen (auf mikroskopische Untersuchung wurde verzichtet). Solche Vorpuppen sind also bei oder kurz nach der Behandlung abgestorben, oder hatten zum mindesten nicht mehr die Fähigkeit, sich zu verpuppen. Einen geringeren, aber ebenfalls beträchtlichen Anteil machen unter den abgestorbenen Individuen diejenigen aus, die sich zwar noch zu verpuppen vermochten, aber danach zugrunde gingen ohne das imaginale Differenzierungsstadium erreicht zu haben (Rubrik *f*) [1]. Interessant sind nun aber jene wenigen Versuchstiere, die sich nach der Behandlung weiterentwickeln konnten bis zu einer teilweisen oder vollständigen imaginalen Differenzierung, obschon sie den Kopf gar nicht (*b*, *c*) oder nur unvollständig (*d*, *e*) ausgestülpt hatten. Die insgesamt 3 unter *c* und *e* in Tab. 4 aufgeführten Tiere stellen Phänokopien der von Hadorn und Gloor (1943) beschriebenen Letalmutante „*cryptocephal*" dar, deren Merkmale (Kopf im Thorax verborgen oder nur klein, kleine und unregelmässige Augen, verkürzte Flügel und Beine, verlängertes Abdomen) hier genau reproduziert worden sind. Die Kategorien *b* und *d* sind dagegen nicht Phänokopien der *cryptocephal*-Mutante, weil die letalen *cryptocephal*-Tiere regelmässig imaginale Differenzierung erreichen. Diese Versuchstiere sind offenbar auf dem Wege, zu Phänokopien zu werden, stehen geblieben; es sind also vermutlich vorzeitig abgestorbene Phänokopien. Da derartige Stadien auch bei Vorpuppen von *D. hydei* festzustellen waren, ist anzunehmen, dass mit genügend unfangreichen Versuchen auch bei dieser *Drosophila*-Art cryptocephale Modifikationen erzeugt werden könnten.

Wie entsprechende Versuche gezeigt haben (Gloor 1944, 1945), ist es möglich, die *cryptocephal*-Mutante durch einen im Vorpuppenstadium angewandten Hitze- oder Kälteschock zu kopieren. Sehr wahrscheinlich hat schon Epsteins (1939) durch Ultraviolett-Bestrahlung dieselbe Phänokopie hergestellt.

Anscheinend handelt es sich bei der Mutante und bei der mit ihr in morphologischer Hinsicht identischen Modifikation nur um

[1] Die Verpuppung findet innerhalb des Pupariums statt, und der Augenblick der Verpuppung ist leicht zu erkennen, weil der Vorgang äusserlich dadurch gekennzeichnet ist, dass der während des Vorpuppenstadiums innerhalb des Thorax sich entwickelnde Kopf plötzlich ausgestülpt wird (vergl. Robertson 1936).

eine absolute oder teilweise Lähmung der Verpuppungsbewegungen, durch die alle Merkmale der Mutante sekundär bedingt sind. Ob die Wirkung des Erbfaktors primär am Muskel- oder am Nervensystem oder an einer andern Stelle angreift, lässt sich nicht entscheiden. Auch wenn man annimmt, dass die Phänotypen der Mutation und der Modifikation durch den gleichen primären Hemmungsmechanismus zustandekommen, so gibt die recht erfolgreiche Temperaturschockmethode (bis gegen 60% Phänokopien) doch keine Anhaltspunkte darüber, welches der primäre Angriffspunkt der Hemmung ist. Es wäre nun denkbar, dass die Versuche mit Äther hier hätten Aufschluss geben können. Falls es sich nämlich bei der Mutante um eine das Nervensystem treffende primäre Hemmung handeln würde, könnte man erwarten, dass in erster Linie eine narkotisch wirkende Substanz geeignet wäre, die gleiche Entwicklungsstörung zu verursachen. Nach den in Tab. 4 zusammengestellten vorläufigen Versuchen scheint dies beim Äther jedoch nicht der Fall zu sein. Es bestand immerhin die Möglichkeit, dass bei verbesserter Methodik eine grössere Ausbeute an Phänokopien erzielt werden konnte. Es wurde deshalb versucht, einerseits das geeignete Vorpuppenalter genauer zu bestimmen, und anderseits die Behandlungsdauer nach Möglichkeit zu verlängern. Durch Mischung des Äthers mit Schwefelsäure lässt sich der Dampfdruck des Äthers beliebig herabsetzen. Einer Behandlungsdauer von 2½—3 Minuten bei reinem Äther entspricht nach den mit Vorpuppen angestellten Versuchen eine solche von 25 Minuten bei Verwendung einer Mischung von Äther und Schwefelsäure im Verhältnis 5:2, eine solche von 3 Stunden bei einer Mischung im Verhältnis 5: 3, und von 5 Stunden beim Mischungsverhältnis 1: 1. (vergl. S. 643). Mit Verwendung dieser drei Gemische konnten bei entsprechend verlängerter Ätherisierung cryptocephale Phänokopien erzeugt werden, wenn die Behandlung mit der 5., 6. etc., bis 9. Stunde des Vorpuppenstadiums einsetzte. Es ist das die gleiche sensible Periode für die Entstehung der Modifikation wie sie auch bei Anwendung der Temperaturschockmethode festgestellt wurde (Gloor 1945). Die besten Resultate lieferte die Verdünnung 1: 1, und zwar dann, wenn die 5 Stunden dauernde Ätherisierung mit Beginn der 6. Stunde des Vorpuppenstadiums einsetzte. Allerdings war der Prozentsatz an *cryptocephal*-Phänokopien verglichen mit den Ergebnissen der Temperaturschockmethode

gering (38 von 327 Individuen = 12%). Ähnliche Ergebnisse kann man auf einfache Weise dadurch erhalten, dass man in Zuchtschalen mit gleichaltrigen Individuen, von denen der Grossteil puparisiert ist, kleine äthergefüllte offene Gefässe mit geringer verdampfender Oberfläche stellt. Doch ist bei diesem Verfahren die Dosierung völlig unkontrollierbar.

Bei den Versuchen über verlängerte Äthereinwirkung traten wiederum unter den geschlüpften wie den nicht schlüpffähigen Fliegen verschiedene Modifikationen auf. Verkrümmung der Beine und Defekte des Hinterendes kehrten mit Regelmässigkeit wieder. Daneben traten sporadische Modifikationen auf, von denen ein „*glass*"-ähnliches Auge und ein „*light*"-farbenes Auge erwähnt seien.

4. VERSUCHE MIT LARVEN

Einige orientierende Versuche mit Larven wurden in ähnlicher Weise wie mit Vorpuppen durchgeführt, indem gleichalterige Larven aus dem Futter ausgelesen, gewaschen und getrocknet und dann auf kleinen Stückchen Filterpapier in die Ätherkammer gesetzt wurden.

Die Versuche mit Larven (Tab. 5) zeigen, soweit das auf Grund der kleinen Individuenzahlen beurteilt werden kann, dass bei dieser Versuchsanordnung Äther als Mittel zur Auslösung von Modifikationen bei Larven kaum geeignet ist. Wenige abnorme Fliegen entstanden, darunter folgende Einzel-Modifikationen: Verkrümmte Beine, verkürzter Flügel, stark chitinisierte deformierte Vaginalplatten, Ausfall bestimmter Borsten. Besonders auffällig war eine Fliege mit einer Reihe von Veränderungen auf der linken Körperseite, nämlich rauhes und bandförmiges Auge, „*miniature*"-Flügel, verkürzte Borsten und Haare. Mehr als einmal erschienen nur dreierlei Modifikationen: 1. Abnormitäten der Tergite entsprechend der Mutante „*Abnormal abdomen*", bei verpuppungsreifen Larven von *melanogaster* und *hydei* und bei Larven des II. Stadiums von *hydei* (je ein Fall). 2. Störung von einzelnen Sterniten (Längsspaltung oder Fehlen einer Hälfte) bei verpuppungsreifen Larven beider Arten (3 Fälle). 3. Überzählige Borsten nach Behandlung frisch geschlüpfter *melanogaster*-Larven (vergl. dazu S. 672).

Nach der Narkotisierung verpuppungsreifer Larven kann man nicht selten beobachten, dass die Puparisierung zwar eingeleitet,

TABELLE 5.

Ergebnisse der Ätherbehandlung im Larvenstadium.

Alter		*Melanogaster*			*Hydei*	
		Frisch geschlüpft (23 Std.)	II. Stadium (48 Std.)	Verpuppungsreif 96) Std.)	II. Stadium (48 Std.)	Verpuppungsreif (144 Std.)
Behandlungszeit in Minuten		3	2	4	1	2
Anzahl Versuche		12	6	5	7	9
Abgestorbene Entwicklungsstadien	Larven . .	653	232	290	260	310
	Vorpuppen	—	3	10	1	28
	Puppen .	—	—	19	1	1
Normale Fliegen		100	64	30	85	30
Abnormale Fliegen		7	1	2	2	4

aber nicht normal zuende geführt wird. Es setzt sich dann immer die erhärtete und gebräunte, normal puparisierte Haut des Vorderabschnittes scharf gegen die larval gebliebene Haut eines mehr oder weniger grossen hinteren Körperteiles ab.

5. VERSUCHE MIT EIERN

Drosophila-Embryonen sind — hauptsächlich wegen der geringen Grösse der Eier — experimentellen Eingriffen schwer zugänglich. Die Erzeugung räumlich begrenzter Defekte ist möglich durch die Methode der partiellen Bestrahlung (GEIGY 1931) mit Ultraviolett. Vielfach wurden im Rahmen von Versuchen, welche die Auslösung von Mutationen zum Ziel hatten, ganze Eier der Einwirkung physikalischer oder chemischer Agentien ausgesetzt. In derartigen Experimenten entstanden nebenbei auch modifizierte Fliegen. Eingehende Phänokopie-Versuche mit Eiern sind dagegen bisher nicht durchgeführt worden. Es war deshalb mit möglichst

exakter Methodik (vergl. S. 642) die modifikationserzeugende Wirkung eines bestimmten Stoffes im Laufe der Embryonalentwicklung zu prüfen. Zunächst handelte es sich darum, zu untersuchen, ob bei

Tabelle 6.

Äther-Modifikationen nach Behandlung im Embryonalstadium. Tabellarische Zusammenstellung der Hauptversuche mit Drosophila melanogaster *(Stämme* B, L, M, Z*) und* Drosophila hydei.

		Melanogaster	*Hydei*	*Melanogaster*	*Hydei*	*Melanogaster*	*Hydei*	*Melanogaster*	*Hydei*
	Mittleres Alter in Stunden nach Eiablage	1	1	3-4	3-4	15-16	15-16	Kontrollen	
	Behandlungszeit in Minuten	10-15	6-8	15-20	10	30-45	10-30	—	—
	Gesamtzahl Fliegen	2010	528	1581	718	2372	878	1293	809
	Normale Fliegen .	1611	513	1008	700	2333	873	1268	808
	Abnorme Fliegen .	399	15	624	18	39	5	25	1
Art der Abnormität	Doppelbildung (Bein) . . .	2	—	1	—	—	—	—	—
	1-2 Beine fehlen	8	4	5	4	1	1	4	—
	1 Haltere fehlt	9	2	3	—	1	—	6	—
	Abnormes Abdomen . .	177	5	116	8	8	—	11	—
	Verkrümmte Beine	35	5	155	5	16	2	6	1
	Flügel abnorm .	11	1	12	—	15	—	1	—
	Hemithorax . .	5	—	2	—	—	1	—	—
	Thorax längsgespalten . .	2	—	1	—	—	—	—	—
	Scutellum längsgespalten . .	3	—	—	—	—	—	—	—
	Scutellarborsten geknickt . .	5	—	1	—	—	—	—	—
	Metathorax-Modifikation .	199	—	513	1	—	—	—	—

dem beschriebenen Verfahren mit Äther überhaupt bestimmte Modifikationen in beträchtlicher Anzahl erhalten werden können, und ob für die Auslösung bestimmter Modifikationen bestimmte zeitlich festzulegende Stadien der Embryonalentwicklung ausschliesslich oder vorzugsweise geeignet sind. Eine Reihe von Vorversuchen lieferte zunächst den negativen Befund, dass die Ätherisierung weder massenhafte, noch sehr vielseitige phänotypische Abweichungen bei den geschlüpften Fliegen zur Folge hatte. Immerhin entstanden eine ganze Anzahl von Modifikationen, darunter einige, die nicht nur sporadisch, sondern in fassbarer Wiederholung auftraten. Von besonderem Interesse waren dabei bestimmte später zu beschreibende Abweichungen des Metathorax. Die folgenden Versuchsreihen (Tab. 6) dienten dann hauptsächlich der eingehenderen Analyse dieses Modifikationstypus.

In zahlreichen Einzelversuchen wurden Eier (2-Stunden-Gelege von je etwa 50—100 Stück) von *Drosophila melanogaster* (Stämme *B*, *L*, *M*, *Z*) und *hydei* in der beschriebenen Weise ätherisiert. Die Dauer der Äthereinwirkung war so gewählt, dass rund die Hälfte der behandelten Individuen noch zu vollständiger Entwicklung fähig war. Wie aus Tab. 6 ersichtlich ist, sind die entsprechenden Behandlungszeiten oder Ätherdosen sowohl für Eier der verschiedenen Arten, als auch — bei ein und derselben Art — für verschieden alte Eier ganz beträchtlich verschieden. Die Empfindlichkeit gegenüber Äther nimmt mit zunehmendem Embryonalalter ab. Die in Tab. 6 zusammengefassten Hauptversuche umfassten Eier im mittleren Alter von 1, 3, 4, 15 und 16 Stunden nach der Eiablage. In den folgenden Abschnitten werden die hauptsächlichen Modifikationen einzeln aufgeführt und besprochen.

a) *Doppelbildungen.*

Bei 3 Fliegen, die im Embryonalalter von einer Stunde beziehungsweise von 3 Stunden behandelt worden waren (Tab. 6), war die partielle Verdoppelung eines Beines zu beobachten. Die Abbildung 4 zeigt zwei dieser Fälle. Die Tibia ist teilweise, der Tarsus vollständig verdoppelt. Doch tragen die Tarsenendglieder in einem Fall (Abb. 4 *b*) nur je eine Endklaue. Hier handelt es sich also nicht um eine eigentliche Verdoppelung, sondern um eine Spaltung mit nur teilweiser Regulation. Obschon diese Missbildung nur als sehr seltener Ausnahmefall zu beobachten war, ist sie doch bemerkenswert. Bei Totalbestrahlung mit Ultraviolett im Stadium der Sonderung der Organsysteme erhielt GEIGY (1931) ebenfalls Bein-

verdoppelung, allerdings von der Basis aus. Es muss also in dieser Entwicklungsphase ein Vorgang ablaufen, der eine besondere Empfindlichkeit derjenigen Zellgruppen bedingt, aus denen sich später die Imaginalscheiben entwickeln. Darauf können auch die anschliessend zu besprechenden viel häufigeren Defekte beruhen. Es ist verständlich, dass in einem Stadium, in dem die Imaginalanlage noch aus wenigen Zellen bestehen muss, eine Störung viel eher zur Unterdrückung der Anlage führt als zu einer Spaltung derselben. Merkwürdig ist aber, dass bei Spaltung nicht ohne weiteres vollständige Regulation eintritt, während dies doch in einer viel späteren Entwicklungsphase, nämlich im Larvenstadium III nach Feststellungen verschiedener Autoren mit Leichtigkeit geschieht (Waddington 1942 *a*, *b*, Vogt 1944, 1946). Es scheint, dass hier auf ein Stadium mit schwacher Regulationsfähigkeit ein solches mit stärkeren regulativen Tendenzen der Anlagen folgt.



Abb. 4.

Doppelbildungen von Beinen. Tarsus vollständig, Tibia teilweise verdoppelt. *a* linkes Vorderbein mit je 2, *b* rechtes Hinterbein mit je einer Endklaue. Vergr. 75 X.

Diese Modifikation könnte als Phänokopie zwei bekannten Mutanten gegenübergestellt werden. Ähnliche Phänotypen bildet die Mutation „*crippled*". Die nicht mehr existierende Mutation „*reduplicated*" zeigte wohl entsprechende Merkmale, doch lag ihre temperatursensible Periode bedeutend später, nämlich im frühen Larvenstadium (Hoge 1915).

b) *Beindefekte.*

Zu dieser Kategorie wurden diejenigen Fliegen gerechnet, bei denen 1—2 Beine vollständig fehlten. Meist ist bei solchen Tieren der Thorax glatt geschlossen, selten findet man narbenähnliche Bildungen oder kleine schwarze Auswüchse an der Insertionsstelle des Beines. Diese Modifikation liess sich in gleicher Weise bei

verschiedenen *melanogaster*-Stämmen und bei *hydei* beobachten. Sie scheint bedeutend leichter in jüngeren Embryonalstadien ausgelöst zu werden. Da diese Modifikation auch in den Kontrollzuchten auftrat, ist es nicht ausgeschlossen, dass ihre Entstehung durch eine bestimmte genotypische Grundlage begünstigt wird. In verschiedenen Zuchtversuchen waren jedoch sämtliche F_1- und F_2-Nachkommen derartiger Fliegen normal.

Bei der Sektion fünfbeiniger Fliegen fand sich in einigen Fällen



Abb. 5.

Isoliertes beinähnliches Gebilde im Abdomen einer fünfbeinigen Fliege, hervorgegangen aus der ventralen Metathorakalscheibe. Vergr. 280 X.

im Thorax oder im Abdomen eine kleine, pigmentierte, mit Borsten besetzte und mehr oder weniger deutlich gegliederte Chitinblase, die sich als das fehlende Bein identifizieren liess (Abb. 5). Die betreffende Imaginalanlage wurde also nicht, wenigstens nicht in jedem Fall, zerstört, sondern nur soweit gestört, dass sie bei der Imaginalentwicklung nicht ihre normale Funktion erfüllen konnte. Bei derartiger Unterdrückung von Imaginalanlagen findet man in der Regel die ausdifferenzierten Imaginalscheiben im Körper der Fliege (Morgan, Bridges u. Sturtevant 1925, Stern 1940). Bemerkenswert ist die Tatsache, dass am seltensten das erste und am häufigsten das dritte Bein fehlt: unter 36 beobachteten Fliegen mit

Beindefekten fehlte in 3 Fällen ein vorderes, in 9 Fällen ein mittleres und in 24 Fällen ein hinteres Bein.

c) *Halterendefekte.*

Mit ungefähr gleicher Häufigkeit wie die beschriebenen Beindefekte kamen Halterendefekte vor, in diesem Fall das gänzliche Fehlen des einen Schwingkölbchens. Im übrigen gelten die unter *b*) über Beindefekte erwähnten Beobachtungen in gleicher Weise auch für die Halteren-Defekte. Unter den Versuchstieren waren ausserdem zwei Fliegen mit nur einem Flügel. Weil es sich um vereinzelte Ausnahmefälle handelte, sind diese in Tab. 6 nicht ausdrücklich erwähnt. Diese Flügeldefekte können vielleicht mit den Bein- und Halterendefekten in eine einzige Kategorie entwicklungsphysiologisch gleichartiger Defektmissbildungen gestellt werden. Hier würden sich auch die im Folgenden als Hemithorax beschriebenen Modifikationen einreihen lassen.

Astauroff (1929) fand Halterendefekte ganz vereinzelt in seinem Stamm „*tetraptera*“, und er betrachtete sie als zum Merkmalskomplex jener Mutante gehörig. Wahrscheinlich haben jedoch, wenigstens im Phänokopie-Versuch, die Halteren-Defekte keine direkte Beziehung zu den Metathorax-Modifikationen (S. 672), da sie auch völlig unabhängig davon erzeugt werden können (Tab. 16).

d) *Hemithorax.*

Mit dieser Bezeichnung wurden eine Reihe von relativ seltenen, in den Kontrollzuchten nie beobachteten Modifikationen belegt, die zwar durchaus nicht von einheitlichem Typus waren, jedoch das Hauptmerkmal gemeinsam hatten, dass der dorsale Teil des Metathorax mit dem Flügel fehlte (nur in einem Fall war das Scutellum vollständig). Ausserdem konnten ventrale Teile des Mesothorax gestört sein, insbesondere das gleichseitige mesothorakale Bein fehlen.

Hemithorax-Merkmale traten bei *melanogaster* ausschliesslich unter früh, und zwar vorzugsweise im Alter von einer Stunde behandelten, Versuchstieren auf. (Bei *hydei* nach Spätbehandlung, jedoch nur ein einziges Mal). Die gleichen Merkmale lassen sich durch Hitzebehandlung bei verpuppungsreifen Larven erzeugen (Goldschmidt 1929).

e) *Abnormes Abdomen.*

Zu dieser Kategorie wurden mannigfaltige Missbildungen des Abdomens gerechnet, bei denen einzelne oder mehrere abdominale Sklerite ganz oder teilweise unterdrückt, gespalten oder nicht verwachsen waren. Diese Störungen betreffen hautptsächlich die Tergite. Ähnliche Merkmale findet man in manchen Stämmen

TABELLE 7.

Unterschiedliche Wirksamkeit des Äthers für die Auslösung von Modifikationen bei verschiedenem genotypischem Material (verschiedenen Wildstämmen von Drosophila melanogaster*).*

Mittleres Alter in Stunden	Behandlungszeit Minuten	Stamm	Gesamtzahl Fliegen	Abnorme Fliegen %	Beinverkrümmung %	Abnormes Abdomen %	Metathorax-Modifikation %
1	10-15	*Z*	393	34,0	2,5	8,2	24,7
		L	889	21,3	2,1	12,1	8,3
		B	128	11,8	1,6	7,8	0,8
3-4	15-20	*Z*	570	46,7	11,7	8,9	38,1
		L	1011	35,4	8,3	7,3	29,2
		B	198	2,5	0,5	1,0	0,5
15-16	30-45	*Z*	635	2,7	1,7	0,6	—
		L	1189	0,9	0,3	0,2	—
		B	548	2,0	0,2	0,2	—
Kontrollen		*Z*	656	2,5	0,8	0,8	—
		L	535	0,2	0,0	0,2	—
		B	102	7,8	2,0	11,9	—

recht häufig. Es kann sich dabei um blosse Modifikationen handeln, oder um erbliche Merkmale mit hochgradig variabler Penetranz. Bekannte Mutanten mit ähnlichem Phänotypus sind „*A*“ und „*a*-3“ (*„abnormal abdomen“*).

Diese Modifikation trat bei *melanogaster* auch in den Kontrollzuchten auf, und zwar mit verschiedener Häufigkeit (Tab. 7).

während sie bei *hydei* nur in den Ätherversuchen beobachtet werden konnte (Tab. 6). Abgesehen vom Stamm *B*, in dem dieses Merkmal wahrscheinlich genotypisch bedingt ist, wurde auch bei *melanogaster* die Zahl der Abdomen-Abnormitäten durch die Ätherbehandlung bedeutend erhöht, jedoch nur bei frühembryonaler Behandlung. Möglicherweise ist der Effekt bei einstündigen Eiern etwas grösser als bei 3—4stündigen. Mit Sicherheit lässt sich aber aus den Versuchsergebnissen nur entnehmen, dass sich derartige Abdomen-Missbildungen hauptsächlich während der frühen Embryonalentwicklung durch Äther erzeugen lassen. Im Übrigen sind solche Modifikationen als ausserordentlich unspezifisch bekannt. In den Ätherversuchen selbst entstanden sie auch nach Behandlung der Larven. Friesen (1936) konnte durch Röntgenbestrahlung abnormes Abdomen in jedem Behandlungsalter zwischen 24 und 168 Stunden erhalten und fand für die Auslösung dieser Modifikation keine bestimmte sensible Periode. Die gleiche Modifikation erzeugten Geigy (1926) mit Ultraviolett, Goldschmidt (1929) und Buchmann u. Timoféeff (1938) mit Temperaturschocks, sowie Enzmann u. Haskins (1939) mit Neutronen.

Jedoch erwähnen neuerdings Henke und Maas (1946), dass eine genauere Analyse mittels Temperaturschock (Hitzereiz) zur Feststellung von 4 verschiedenen sensiblen Perioden führte, die z. T. von einander getrennt und mit bestimmten Teilprozessen der Entwicklung in Uebereinstimmung gebracht werden können.

f) *Verkrümmte Beine.*

Bei dieser Modifikation handelt es sich meist um mehr oder weniger starke Verkrümmung, oft auch Verkürzung einzelner oder mehrerer, selten aller Beine. Die Verkrümmung kann kombiniert sein mit Verkürzung und Verdickung einzelner Abschnitte des Beines. In Ausnahmefällen war auch die Zahl der Tarsalglieder vermindert, oder der Tarsus überhaupt nicht vorhanden. Fliegen mit derartigen Merkmalen wurden alle zur gleichen Kategorie gerechnet (Tab. 6). Gleichartige Missbildungen waren in den Kontrollzuchten sehr spärlich. Durch die Ätherisierung wurden sie dagegen in beträchtlicher Anzahl hervorgerufen, nämlich bis zu einer Häufigkeit von ca. 10% bei Behandlung 3—4stündiger *melanogaster*-Eier. Im Eistadium besteht für diese Modifikation eine deutliche sensible Periode. Völlig ähnliche Phänotypen können

aber auch durch Ätherisierung von Vorpuppen entstehen. Gleichartige Modifikationen lassen sich durch Temperaturschocks in allen Hauptetappen der Entwicklung auslösen (Henke, v. Finck u. Sung-Yün Ma 1941, Buchmann u. Timoféeff 1938). Es führen hier offensichtlich Eingriffe in ganz verschiedenen Phasen eines Entwicklungsablaufes zum selben Resultat. So gibt es wohl auch verschiedene Mutationen, die in Bezug auf die Entwicklung der

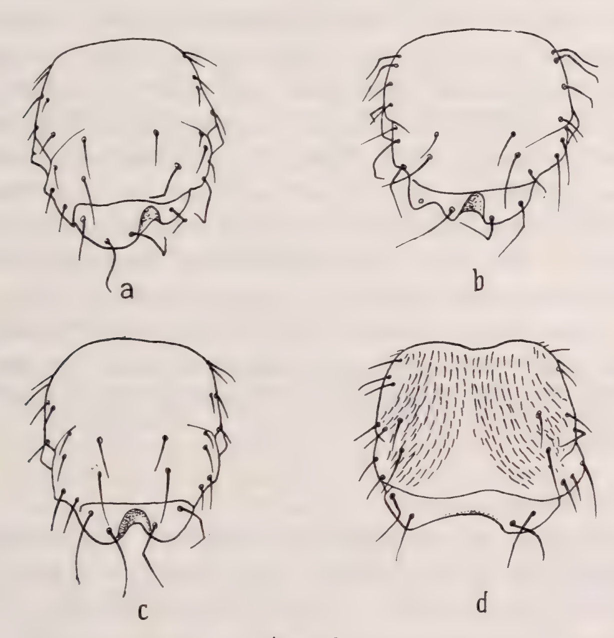


Abb. 6.
Modifikationen des Scutellums (*a-c*) und des Thorax (*d*).

Beine naturgemäss zwar verschiedene, aber in ihrem Endeffekt ähnliche störende Wirkungen ausüben können *(crippled, dachs, dachsous, combgap, fourjointed)*.

g) *Modifikationen des Flügels.*

Flügelmodifikationen erschienen mit mehr oder weniger gleichbleibender geringer Häufigkeit als Folge der Ätherbehandlung (Tab. 6). Eine eingehende Besprechung erübrigt sich, da keine einzige Veränderung des Flügels regelmässig wiederkehrte. Vielmehr handelte es sich durchwegs um sporadische, selten oder nur

einmal zu beobachtende Modifikationen. Diese Merkmale lassen sich am besten kennzeichnen durch Vergleich mit einer phänotypisch entsprechenden Mutante. Insbesondere waren Phänokopien folgender Mutanten festzustellen: *abrupt*, *balloon*, *Beaded*, *club*, *curled*, *curved*, *Extended*, *miniature*, *vestigial*.

h) *Thorax oder Scutellum längsgespalten.*

Diese Modifikationen konnten nur je dreimal festgestellt werden (Abb. 6), und zwar bei frühembryonal behandelten *melanogaster*-Versuchstieren (Tab. 6). Sie verdienen trotzdem besondere Erwähnung, weil sie mit Merkmalen der von GOLDSCHMIDT (1940) und VILLEE (1942*b*) beschriebenen homoeotischen Mutante „*tetraltera*" übereinstimmen. Diese Tatsache berechtigt selbstverständlich nicht zur Annahme, dass es sich wirklich um eine Phänokopie dieser Mutante handelt. Doch ist eine solche Möglichkeit im Hinblick darauf, dass mit der angewandten Methode die Phänokopierung einer andern homoeotischen Mutante leicht gelingt (S. 672), nicht von der Hand zu weisen. Die Spaltung oder Einkerbung des Scutellum findet sich als regelmässiges Merkmal allerdings auch bei der Mutation „*engrailed*", die keineswegs homoeotischen Charakter hat.

i) *Scutellarborsten geknickt.*

Ebenso selten wie die unter *h*) erwähnten Modifikationen war ein belanglos scheinendes Merkmal: die mehr oder weniger symmetrische Knickung entweder der vorderen oder der hinteren Scutellarborsten. Eine interessante Deutung dieser Modifikation wäre jedoch auf Grund der Annahme möglich, dass sie zum gleichen Merkmalskomplex gehört wie die beiden vorher erwähnten Modifikationen: Spaltung des Thorax oder des Scutellums. Es wäre dann dieses Merkmal als schwächster Grad der Auswirkung einer bestimmten entwicklungsphysiologischen Störung aufzufassen, die dahin tendiert, die Entstehung von normalen Mesothorax-Anlagen zu unterdrücken, beziehungsweise deren Determination im Sinne einer Metathorax-artigen Gestaltungsweise abzuändern. Zunächst allerdings scheint eine solche Hypothese ziemlich ungerechtfertigt, weil das fragliche Merkmal „geknickte Borsten" denkbar unspezifisch ist. So tritt es auch nach Behandlung junger Puppen mit Äther in Erscheinung, ebenso in normalen Transplantaten von

Imaginalscheiben, sowie nach allen möglichen experimentellen Eingriffen (vergl. z. B. WADDINGTON 1942*b*) und in besonders reichlichem Masse bei homoeotischen Mutanten und Phänokopien (Abb.15). Doch können diese abnorm gestalteten Borsten gerade wegen ihres Auftretens in solchen Hautstücken, die nicht ihre normale Entwicklung durchlaufen, als Indikatoren dafür dienen, dass dort wo sie stehen irgend etwas nicht in der vorgesehenen Ordnung abgelaufen ist. So sind zum Beispiel bei Fliegen, die sich von normalen Fliegen nur dadurch unterscheiden, dass auf der Hypopleura „sternopleurale“ Borsten stehen (Abb. 11), diese Borsten häufig geknickt ,was darauf hinweist, dass sie nicht zufällig und überflüssigerweise dort stehen, sondern auf Grund einer tiefgreifenden Störung im Determinationsablauf des Metathorax. Von Interesse wäre es, den Bau und die Entwicklung solcher Knickborsten im Zusammenhang mit den von LEES und PICKEN (1945) gewonnenen Befunden zu kennen.

k) *Verdoppelung der Geschlechtsorgane.*

Im Laufe der Phänokopie-Versuche kamen insgesamt 7 männliche *melanogaster*-Fliegen mit ganz oder teilweise verdoppelten Geschlechtsorganen zur Beobachtung. Fünf dieser Modifikationen stammten aus Versuchen mit 30 Minuten dauernder Ätherisierung von Eiern 6 Stunden nach der Eiablage. Ein Fall trat bei Toluidin-Behandlung 15 Stunden nach Eiablage und ein weiterer nach Blausäure-Einwirkung im Alter von 2 Stunden auf. Über die Voraussetzungen zur Erzeugung dieser Doppelbildung kann man sich also anhand der vorliegenden Daten kein einheitliches Bild machen, besonders da es sich um eine seltene Modifikation handelt (7 von 1440 Individuen, also knapp ½%). Ausserdem gehörten, weil die betreffenden Versuche nur mit einem Stamm durchgeführt wurden, die durch eine solche Doppelbildung ausgezeichneten Fliegen alle demselben Stamm (*M*) an. Diese Männchen sind, obschon sie normal aussehende bewegliche Spermien produzieren, steril, wahrscheinlich weil sie nicht kopulieren können. Es war deshalb nicht möglich, einwandfrei festzustellen, dass es sich um eine Modifikation handelte. Immerhin ist dies sehr wahrscheinlich, da weder in den Kontrollzuchten noch in den zahlreichen andern mit diesem Stamm angestellten Versuchen eine ähnliche Abnormität zum Vorschein kam.

Darm und After waren bei diesen „Doppelmännchen“ normal. Die inneren Geschlechtsorgane mit Ausnahme der Hoden waren durchwegs vollständig verdoppelt (Abb. 7), wobei 2, 3, oder alle 4 *Vasa efferentia* an die beiden Hoden angeschlossen waren. Die

äusseren Geschlechtsorgane (Tragplatte, Penis, äussere Sklerite) waren mehr oder weniger vollständig spiegelbildlich verdoppelt (vergl. Abb. 8 und 9). Dieser Modifikation liegt also offensichtlich die Verdoppelung der genitalen Imaginalscheibe zugrunde.

Über die Frage, ob es sich dabei um Spaltung einer Anlage, oder um vollständige, nicht nur den Anlageplan, sondern auch die nor-

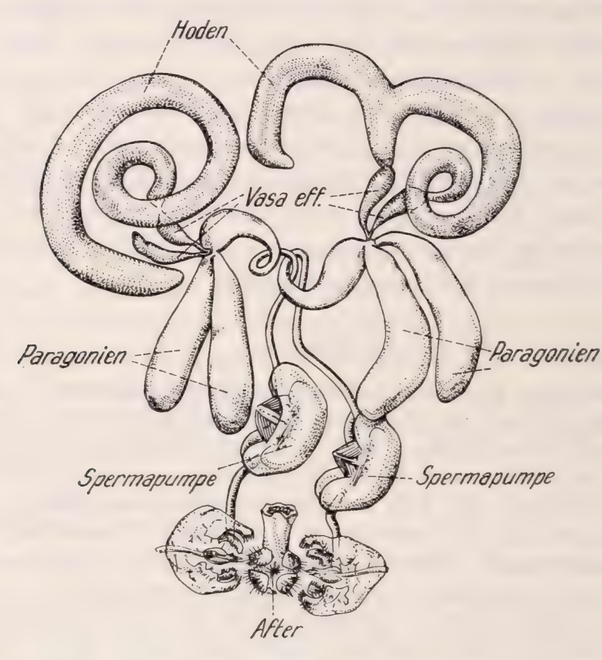


Abb. 7.

Skizze des Geschlechtsapparates eines Männchens mit verdoppelten Genitalien. Auf der einen Seite stehen hier beide *Vasa efferentia* mit dem Hoden in Verbindung. Vergr. 75 X.

male Grösse und Zellenzahl wiederherstellende Verdoppelung handelt, kann ein Grössenvergleich zwischen normalen und den verdoppelten Geschlechtsorganen Aufschluss geben. In Tab. 8 sind 3 exakt feststellbare Längenmasse einander gegenübergestellt. Die betreffenden Organe der „Doppelmännchen" sind nur wenig kleiner als diejenigen normaler Männchen. Daraus geht hervor, dass beide Hälften der Genitalanlage nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ das Ganze leisteten. Eine Regulation dieser Art

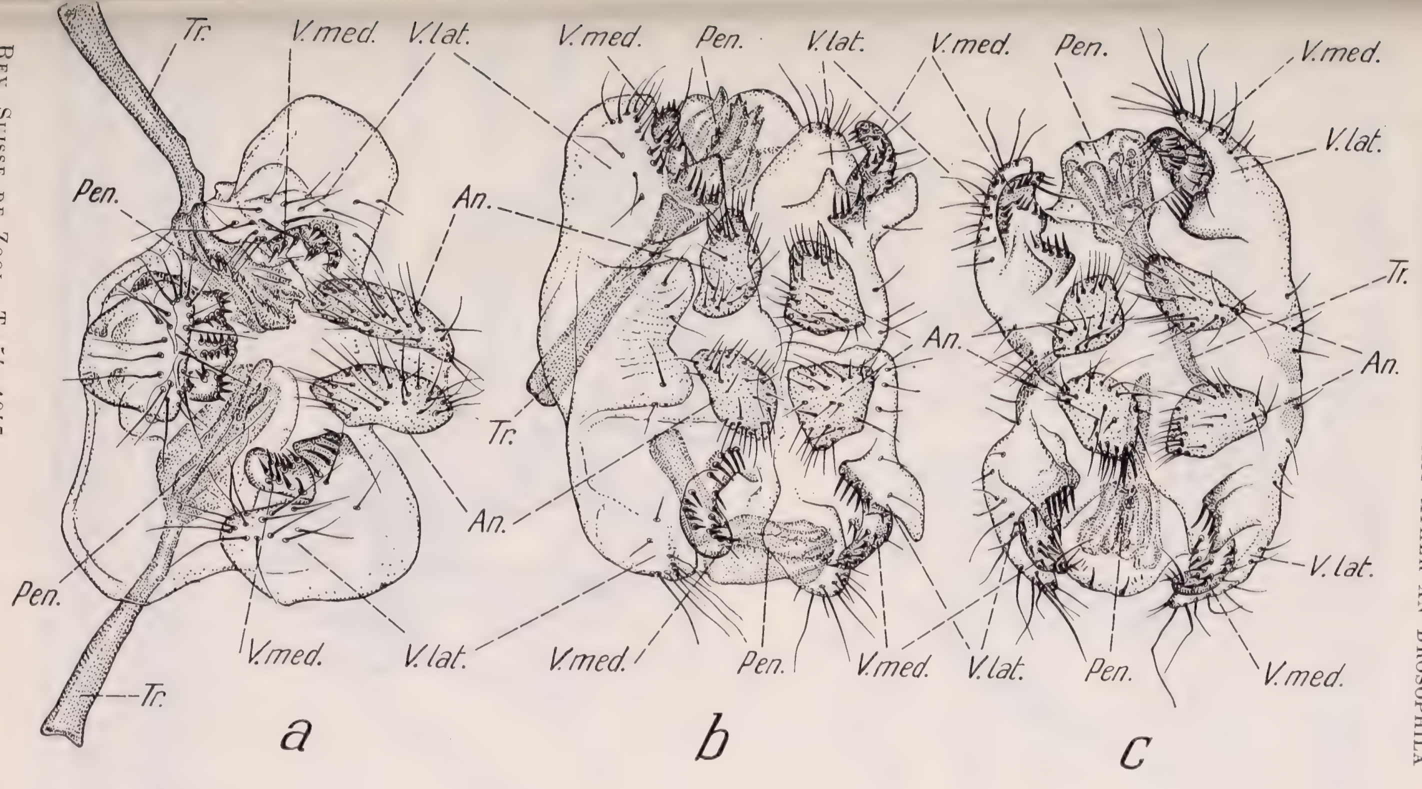


ABB. 8.

Verdoppelungen des männlichen Geschlechtsapparates. Dargestellt sind die äusseren Geschlechtsteile und die Analplatten. *a* unvollständige, *b* und *c* vollständige Verdoppelung. An. Analplatten. Pen. Penismantel und Penis. Tr. Tragplatte. V. med. *Valvula medialis*. V. lat. *Valvula lateralis*. Vergl. Abb. 9. Vergr. 280 X.

ist bei *Drosophila* wahrscheinlich nur dann möglich, wenn der Anstoss dazu sehr frühzeitig stattfindet.

TABELLE 8.

Grössen-Vergleich zwischen normalem und verdoppeltem männlichem Geschlechtsapparat anhand von drei exakt messbaren Strecken (vergl. Abb. 9). Mittelwerte in μ, in Klammern die Anzahl der gemessenen Strecken.

	Samenpumpe	Skelettstab	Tragplatte
Normales Männchen .	235 (13)	119 (10)	228 (8)
Doppelbildung . . .	210 (10)	110 (10)	220 (5)

Einige weitere, sporadisch auftretende Modifikationen sind in Tab. 6 nicht einzeln aufgeführt. Erwähnenswert ist nur die Tat-

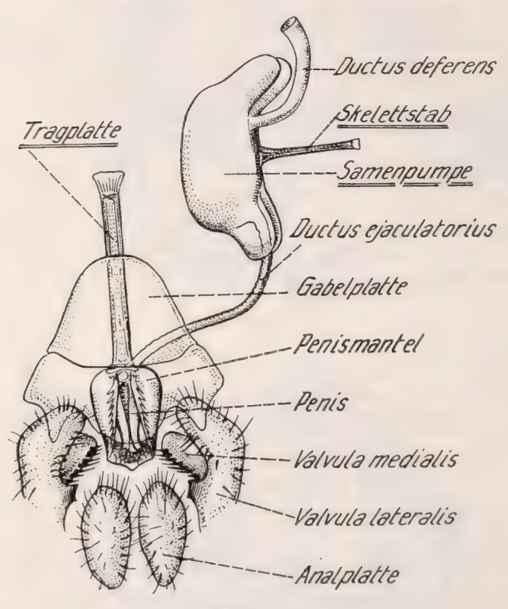


ABB. 9.

Schematische Darstellung der Chitinteile des normalen männlichen Geschlechtsapparates von *Drosophila melanogaster*. Vergr. 200 X.

sache, dass Modifikationen des Kopfes sehr selten waren. Ebenfalls selten waren Abnormitäten der Körperpigmentierung. Modifika-

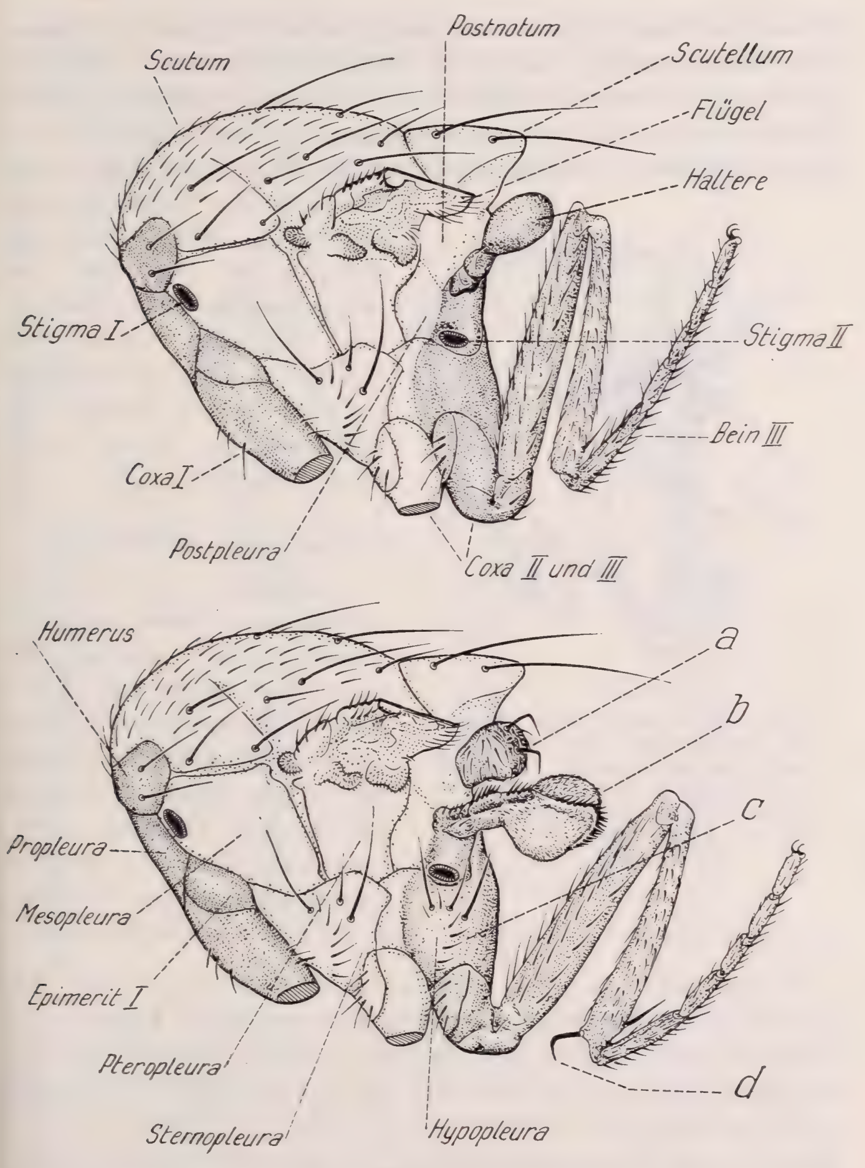


Abb. 10.

Linke Seitenansicht eines normalen Thorax (oben) und eines Thorax mit charakteristischen Modifikationen im Bereich des Metathorax: *a* dorsaler Scutum-artiger Auswuchs. *b* flügelartige Haltere. *c* Sternopleura-artige Hypopleura mit Borsten. *d* Mittelbein-artiger Apicalsporn der Tibia. Pro- und Metathorax sind zur besseren Unterscheidung dunkel getönt, Flügel sowie Beine I und II sind abgeschnitten. Kombinierte, etwas schematisierte Zeichnung. Bezeichnungen nach Zalokar (1943).

tionen der Augenfarbe liessen sich überhaupt nicht feststellen. Sehr häufig waren dagegen Borsten-Modifikationen, besonders überzählige Borsten (Doppelborsten). Auf eine Darstellung dieser Verhältnisse wurde jedoch verzichtet, da gleiche Borsten-Anomalien auch in den Kontrollzuchten zu beobachten waren, und da der Nachweis des nicht-erblichen Charakters dieses Merkmals nicht einfach wäre. Bei den bekannten genotypisch bedingten Merkmalen dieser Art handelt es sich nämlich um polyfaktorielle Vererbung (Sparrow u. Reed 1940, Sismanidis 1942).

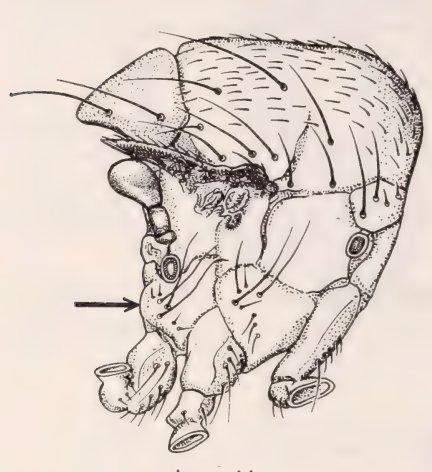


Abb. 11.

Rechte Seitenansicht eines Thorax. Die Modifikation des Metathorax beschränkt sich hier auf die Ausbildung von Sternopleura-artigen Borsten auf der Hypopleura (Pfeil), vergl. Abb.10. Flügel und Beine abgeschnitten.

1) *Metathorax-Modifikation.*

Abgesehen von den beschriebenen Abnormitäten oder Defekten der normalen Metathorax-Anhänge trat im Bereich des Metathorax eine Reihe eigentümlicher Modifikationen auf (Gloor 1946), die alle als verschiedene Erscheinungsbilder ein und derselben entwicklungsphysiologischen Veränderung aufzufassen sind. Es handelt sich um die folgenden Merkmale:

1) Auf der Hypopleura stehen einzelne Borsten, die mit den Borsten der Sternopleura zu vergleichen sind (Abb. 10 *c*, 11). In manchen Fällen bilden diese bei der normalen Fliege nicht vorhandenen hypopleuralen Borsten eine genaue Wiederholung der Sternopleurales, was Grösse, Anordnung und Anzahl betrifft. Meist ist jedoch die metapleurale Borstengarnitur unvollständig, und einzelne Borsten sind geknickt.

2) Das metathorakale Bein trägt auf der lateralen Seite am distalen Ende der Tibia eine starke Borste, die man als apikalen Sporn bezeichnen kann, und die beim normalen dritten Bein nicht vorhanden ist (Abb. 10 *d*, 12). Ausserdem kann die mehr medial

stehende präapikale Borste bedeutend verstärkt sein (Abb. 12, *c*, *d*). Auch der überzählige Tibiasporn ist wie die Hypopleuralborsten häufig auf halber Höhe abgewinkelt (Abb. 12 *c*).

3) Anstelle der Schwingkölbchen sind grössere dünnhäutige, mit Blut gefüllte oder kollabierte, mehr oder weniger flügelähnliche

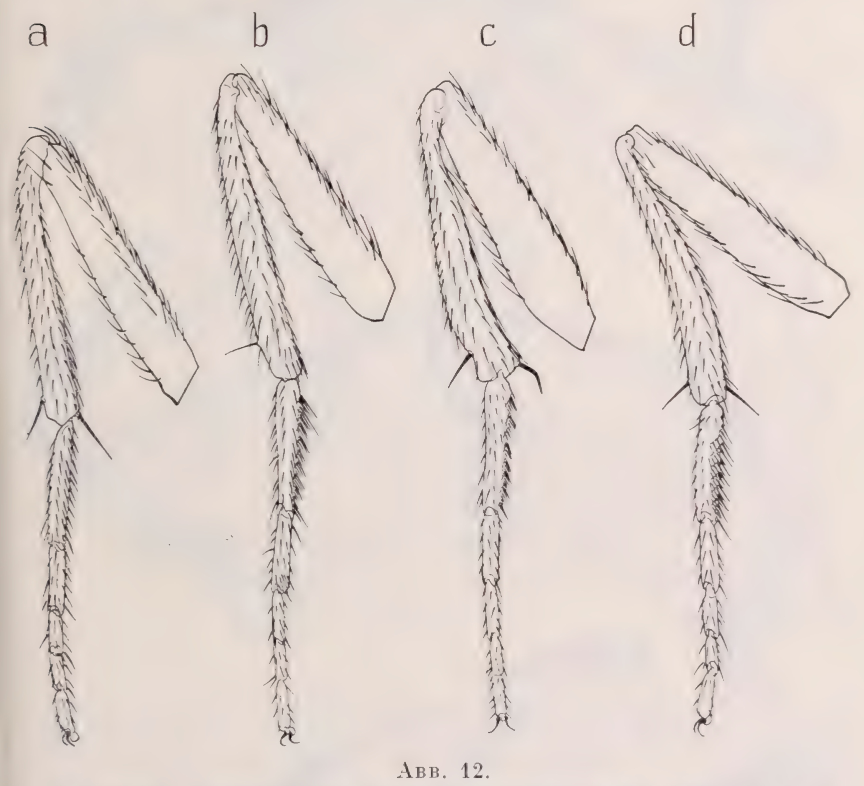


Abb. 12.

a normales mesothorakales Bein mit präapikalem und apikalem Tibia-Sporn. *b* normales metathorakales Bein mit dünnem präapikalem Sporn und charakteristischer Anordnung der Borsten auf der Unterseite des ersten Tarsalgliedes. *c* und *d* Beispiele von modifizierten Metathorakalbeinen. Alle Fig.: Beine der linken Körperseite, Ansicht von hinten. Vergr. 180 X.

Anhänge vorhanden. Diese metathorakalen Flügel sind sehr mannigfaltig ausgebildet, sie lassen sich aber mehr oder weniger in eine Reihe ordnen, die von der Gestalt des normalen Schwingkölbchens schrittweise zur Gestalt des normalen Flügels führt. In Abb. 13 und 14 sind einige Beispiele aus einer solchen Reihe dargestellt. Abb. 14 zeigt zwei schon weitgehend flügelähnliche

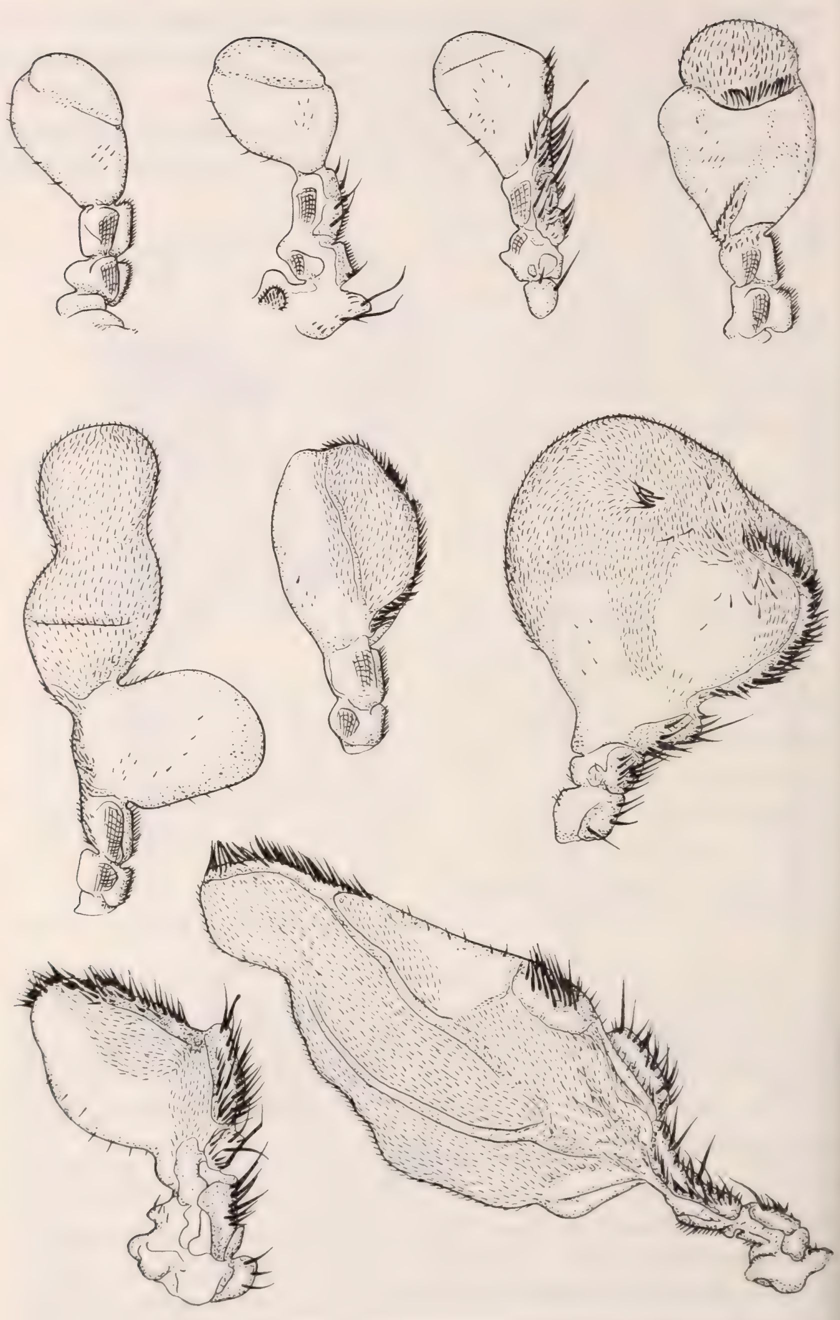


Abb. 13. (siehe Erklärung Abb. 14).

Metathoraxanhänge, von denen der untere auf einer Längsader die typischen Flügel- Sinnesorgane trägt. Die extreme Form der Modifikation, der normal geformte Flügel mit vollständigen Geäder, ist sehr selten zu beobachten. Ein auch in Bezug auf die Grösse

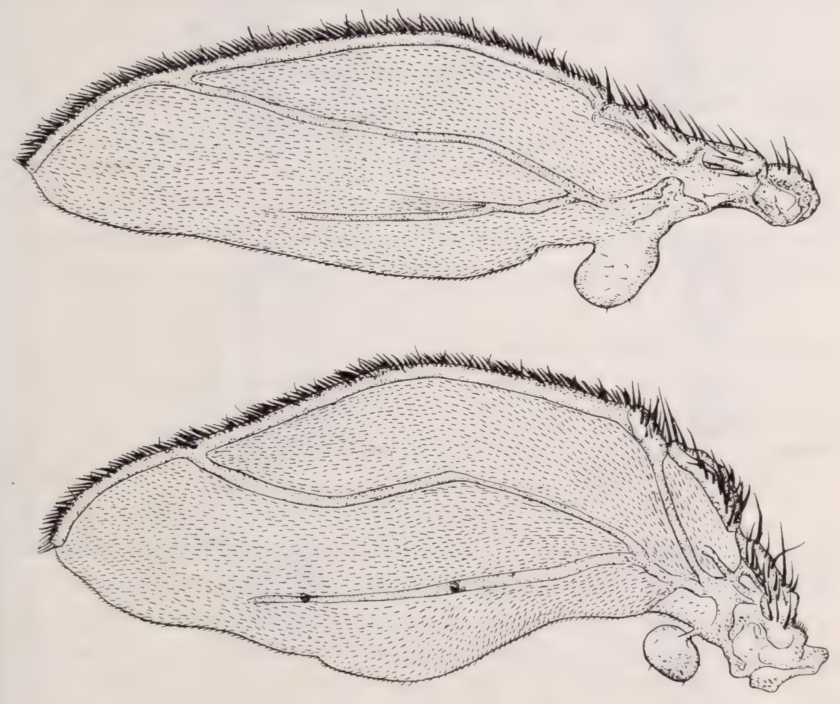


Abb. 13 und 14.

Normales Schwingkölbchen (Abb. 13, erste Figur der oberen Reihe) und verschiedene Stufen von flügelähnlicher Ausbildung des Schwingkölbchens. Diese können nicht streng in eine Reihe geordnet werden, weil bei schwächeren Graden der Modifikation oft entweder nur die Basis oder nur der distale Teil flügelähnlich entwickelt ist. Die Randader ist gekennzeichnet durch einen dichten Besatz von Stachelchen, die Flügelspreite durch dichte Behaarung. Die weissen Flächen entsprechen dem distalen Teil der Haltere, sie tragen wenige charakteristisch angeordnete Haare und sind mit (nicht dargestellten) sehr kleinen Mikrochaeten besetzt. Alle Fig.: Schwingkölbchen der linken Seite in Dorsalansicht. Vergr. 190 X.

normaler Metathorakalflügel konnte nie gefunden werden; die bestentwickelten waren noch um fast $^1/_3$ zu kurz. Eine genaue Beschreibung der Umwandlungsreihe Haltere-Flügel ist überflüssig, weil sie sich vollkommen mit der von Astauroff (1929) gegebenen Beschreibung der „*tetraptera*“-Mutante decken würde.

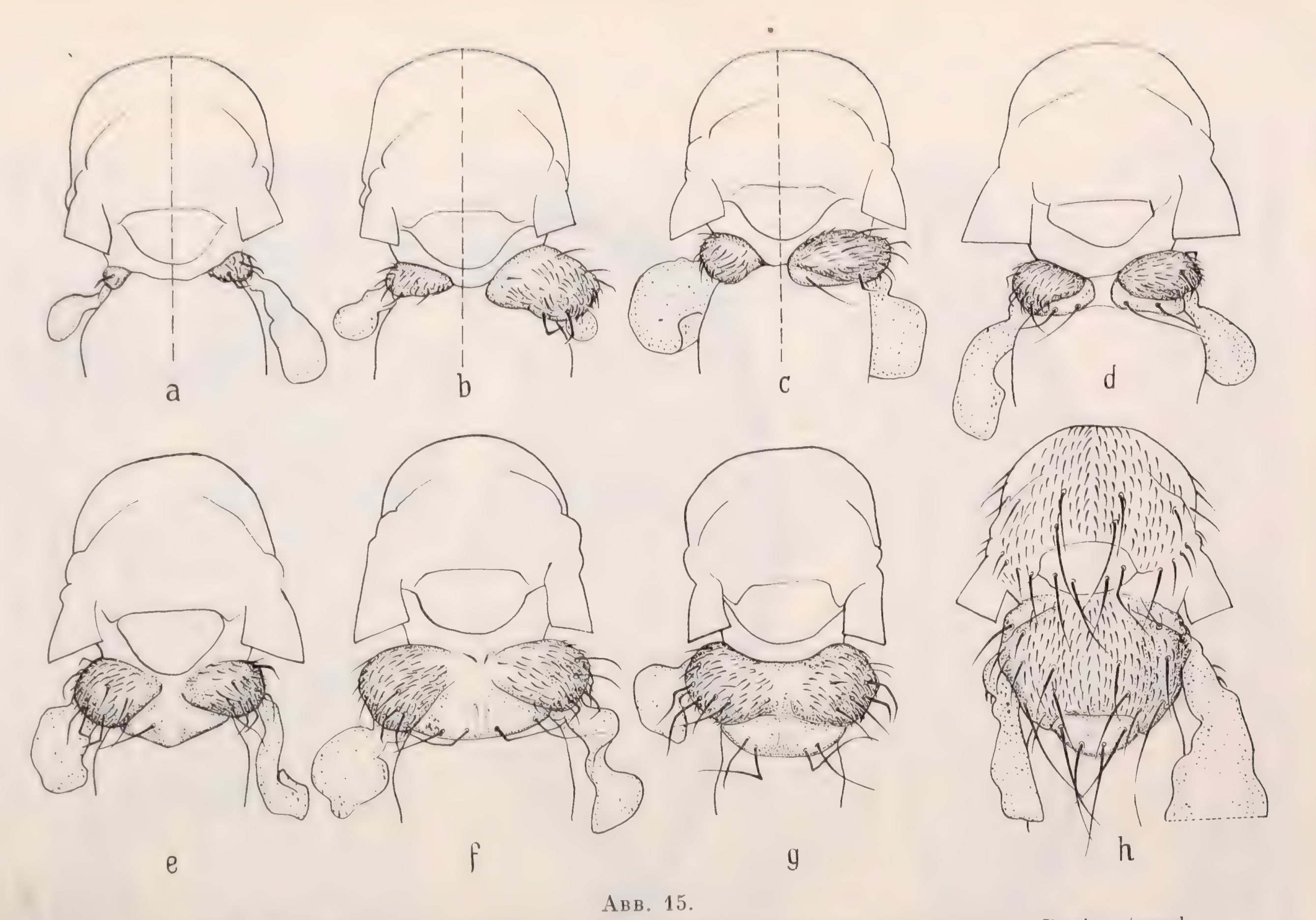


ABB. 15.

Beispiele von Metathorax-Modifikationen, insbesondere Ausbildung der Postnotum-Region (vergl. Abb. 10), in einer morphologischen Reihe angeordnet. Von *a* bis *h* zunehmende Stärke der Modifikation bis zur Entstehung eines vollständigen „Mesothorax“. Die schwächeren Ausbildungsgrade (*a* bis *c*)

Die morphologischen Feststellungen ASTAUROFF's gelten in allen Einzelheiten auch für diese Modifikationen.

4) An der dorsolateralen Grenze zwischen Thorax und Abdomen liegen kleine, unregelmässig vorspringende, stark pigmentierte und mit Haaren und Borsten besetzte Buckel (Abb. 10 *b*). Es sind Auswüchse des Postnotums, die mehr oder weniger Ähnlichkeit mit dem dorsalen Teil des Mesothorax haben. Solche Auswüchse können die Form einer kleinen Warze mit einer einzigen Borste haben, oder aber ansehnliche Gebilde darstellen, in denen sich unschwer die Merkmale eines halben Scutum + Scutellum erkennen lassen und sogar einzelne Borsten dieser Mesothoraxregion identifiziert werden können. Wiederum lässt sich zwischen den Extremen eine lückenlose Reihe von intermediären Ausbildungsgraden aufstellen (vergl. Abb. 15).

Es ist klar, dass alle unter 1) bis 4) aufgezählten Merkmale zu einem einzigen Komplex gehören. Alle diese Modifikationen offenbaren die Tendenz, das metathorakale Segment in einer für das mesothorakale charakteristischen Weise auszugestalten: Anstelle der Haltere entsteht ein Flügel, anstelle des unscheinbaren Postnotum ein Scutum und Scutellum, anstelle der Hypopleura eine Sternopleura, anstelle des metathorakalen ein mesothorakales Bein. Dass diese Umwandlung sehr weitgehend sein kann, zeigt Abb. 16. Derartige extreme Modifikationen sind selten, immerhin entstanden insgesamt 36 den Abb. 15 *g-h* entsprechende Individuen.

Die zum Komplex „Metathorax-Modifikation" gehörenden Merkmale können völlig vereinzelt auftreten. So findet man ab und zu solche Fliegen, die nur einen Flügel, nur einen Auswuchs, nur einige Hypopleuralborsten oder nur einen apikalen Tibiasporn tragen, wobei die beiden letztgenannten Merkmale als Einzelmodifikationen relativ selten sind. Meist aber sind zwei oder mehrere dieser Merkmale gleichzeitig vorhanden. Die Modifikation kann einseitig oder beidseitig vorhanden sein. Im Falle der beidseitigen Ausbildung sind die Merkmale — extrem starke Fälle wie in Abb. 16 ausgenommen — in der Regel nicht bilateral symmetrisch, das heisst gleichartig und gleich stark, sondern lateral beliebig verschieden. Die Frage der links-rechts-Korrelation wird gesondert zu behandeln sein (S. 688).

Man kennt verschiedene Mutationen mit derselben Merkmalsbildung wie die beschriebenen Modifikationen. Die Modifikationen sind also Phänokopien jener erblichen Veränderungen. Es handelt sich (nach D.I.S. 9, 1938) um folgende Faktoren: *bithorax* (*bx*, 3 — 58,8),

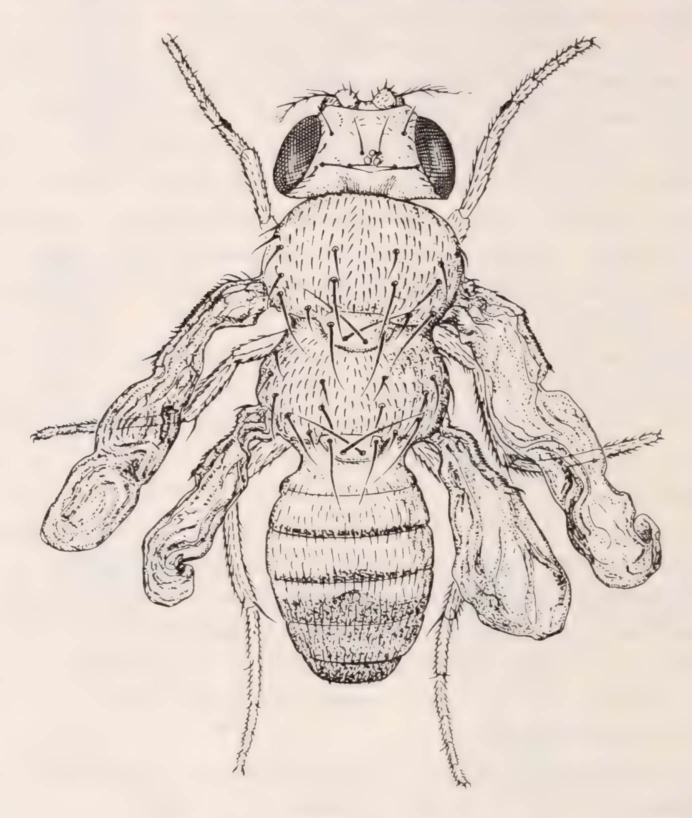


ABB. 16.

Beispiel einer extrem starken Metathorax-Modifikation. Die Fliege musste aus dem Puppentönnchen herauspräpariert werden, daher sind die hinteren Scutellarborsten aufgerichtet und die Flügel nicht entfaltet.

bithorax^{2} (*bx*^{2}, 3 — 58,8), *bithorax*^{3} (*bx*^{3}), *bithorax*^{34e20} (*bx*^{34e}, 3 — 58,8), *bithorax-dominant* (*bx*^{D}, 3 — 58,8), *bithorax*^{W} (*bx*^{W}, 3 — 58,8), *bithoraxoid* (*bxd*, 3 — 58,8 ±), *tetraptera* (*ttr*).

Diese Mutationen sind anscheinend nicht durchwegs allel, obschon sie, soweit sie lokalisiert worden sind, übereinstimmende Crossoverwerte ergeben haben. Sie unterscheiden sich in Dominanzverhältnissen, Penetranz, Variabilität, Merkmalsausbildung, Vita-

lität. Obschon die Manifestation im Allgemeinen beträchtlich schwankt, sind doch die einzelnen Mutanten in ihrer Manifestation mehr oder weniger typisch und voneinander verschieden. Die Äthermodifikationen weisen dagegen alle möglichen Stufen und Kombinationen der Manifestation auf, sodass sie in ihrer Gesamtheit als Phänokopien aller *bithorax*-artigen Mutanten bezeichnet werden müssen. Die Mehrzahl der *bithorax*-Mutationen zeichnet sich durch

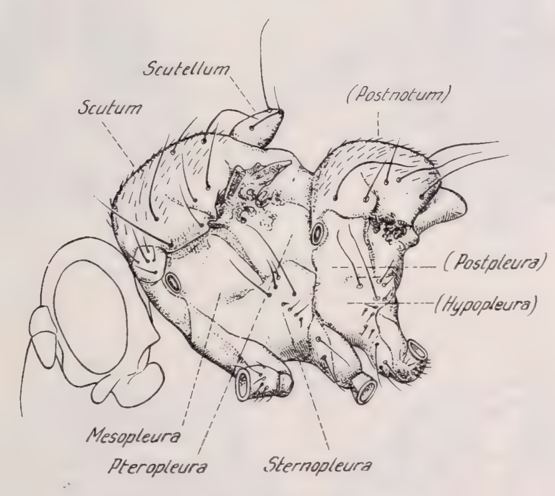


Abb. 17.

Fliege mit stark modifiziertem Metathorax. Ansicht der Thoraxregion von der linken Seite. Die Flügel und Beine sind abgeschnitten. Vergl. Abb. 10.

schwache Penetranz aus, ein Verhalten, das anscheinend für alle homoeotischen Mutationen bei *Drosophila* zutrifft (Villee 1942 *a*).

Von besonderem Interesse sind unter den Metathorax-Modifikationen die extrem starken Fälle, da diese einerseits zweifellos morphologisch und ihrer Entstehung nach die gleiche Erscheinung repräsentieren wie die leichteren Phäno-Varianten, da aber anderseits ebenso extreme Manifestations-Grade unter den *bithorax*-artigen Geno-Varianten anscheinend noch nicht gefunden wurden.

Die Abb. 16 illustriert zur Genüge, bis zu welchem Grade die Umwandlung des metathorakalen in ein mesothorakales Segment gehen kann. Das gesamte Borstenmuster des Mesothorax ist vollkommen wiederholt. Sämtliche Sklerite sind mesothoraxartig ausgebildet (Abb. 17), und das dritte Beinpaar ähnelt weitgehend dem

zweiten Beinpaar. Hier allerdings ist die Übereinstimmung keine vollkommene. Merkwürdigerweise sind zwar die ventralen Borsten an der Basis des dritten Beines und der apikale und präapikale Tibia-Sporn ähnlich den entsprechenden Bildungen eines zweiten

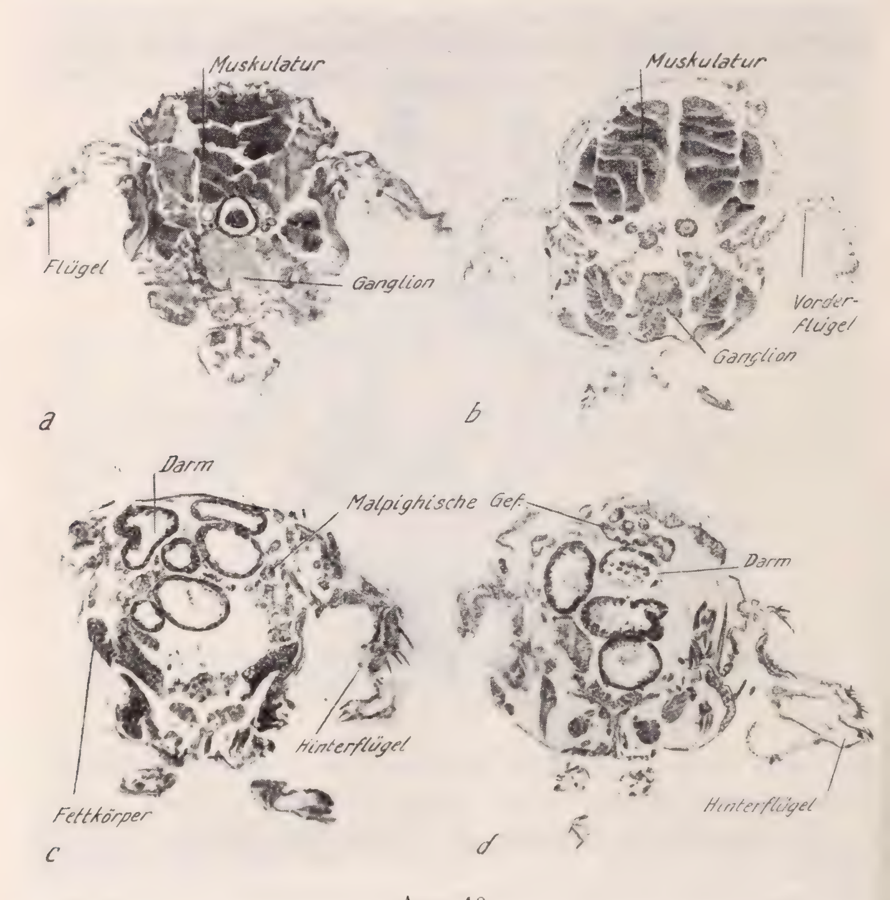


ABB. 18.

Transversalschnitte durch den Thorax in der Gegend des Flügelansatzes. *a* normale Fliege, *b* Mesothorax, *c* und *d* Metathorax von Fliegen mit extrem starker Metathorax-Modifikation. Vergr. 55 X.

Beines, aber der bürstenartige Besatz auf der Unterseite des ersten Tarsalgliedes, durch den sich ein Hinterbein deutlich von einem Mittelbein unterscheidet, wird durch die Modifikation nicht betroffen, sondern bleibt unverändert. Die gleiche Eigentümlichkeit gilt nach der Beschreibung von BRIDGES und MORGAN (1923) auch

für die Mutante *bithorax*. Wenn also ein in frühembryonaler Zeit wirkender Eingriff die Entwicklungstendenz der metathorakalen Anlage so festlegt, dass die vier (vielleicht erst später getrennten) Anlagen sich vollständig in mesothorakaler Weise differenzieren, dann wird ausgerechnet nur der Tarsus von dieser Umstimmung nicht betroffen. Dieses Verhalten ist schwer zu verstehen, wenn man nicht annimmt, dass die Determination des Tarsus zur Zeit der allgemeinen segmentalen Determination entweder bereits abgeschlossen ist, oder noch nicht stattgefunden hat und erst später und in völlig unabhängiger Weise vor sich geht.

Die extrem stark modifizierten Fliegen bleiben in der Mehrzahl im Puppentönnchen stecken und sind nicht fähig, zu schlüpfen (Abb. 16). Diejenigen jedoch, die ausschlüpfen, zeigen normale Vitalität. Sie sind flugunfähig vielleicht schon deshalb, weil die Halteren als Stimulationsorgane fehlen, vielleicht auch weil sie durch die ungünstige Gewichtsverteilung und durch die überzähligen Flügel behindert sind. Letztere werden nach der Entfaltung hochgeklappt und bleiben in dieser Stellung (während schwach flügelartig modifizierte Halteren häufig ventralwärts gerichtet sind). Die Metathorax-Flügel sind nicht gebrauchsfähig, sie werden überhaupt nicht bewegt. Die mikroskopische Untersuchung lehrt, dass der äusserlich zu einem Mesothorax umgestaltete Metathorax keine der mesothorakalen entsprechende Muskulatur enthält, sondern grösstenteils durch Organe des Abdomens ausgefüllt wird (Abb. 18). Wahrscheinlich sind homoeotische Organe allgemein bei Insekten nicht gebrauchsfähig und werden nicht mit der den betreffenden Organen zukommenden Muskulatur ausgestattet. Es würde dies auf eine weitgehend autonome Entwicklung des Muskelsystems hinweisen.

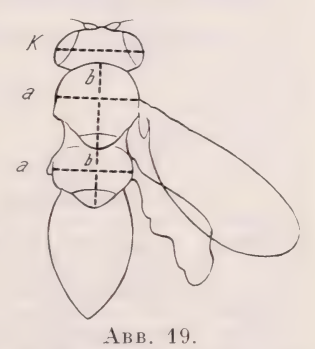


ABB. 19.
Die in Tab. 7 verwendeten Mess.-Strecken bei einer Fliege mit „Doppelthorax". K Kopfbreite. *a*, *b* Quer- und Längsdurchmesser des Meso- bzw. Metathorax.

Um beurteilen zu können, ob die Ausbildung eines zusätzlichen mesothorakalen Segmentes auch materialmässig eine Mehrleistung bedeutet, war es notwendig, eine Schätzung des Volumens vorzunehmen (Tab. 9). Individuelle Unterschiede in der Gesamtgrösse

der Fliegen sind dadurch ausgeschaltet, dass die in Abb. 19 eingezeichneten Quer- und Längsdurchmesser in relativen Werten, bezogen auf die Kopfbreite, ausgegeben sind. Die willkürlich gewählte Formel: $a \,.\, b \,.\, (\frac{a+b}{2})$ lieferte als rohe Schätzungen die Mittel-

Tabelle 9.

Vergleich der Grösse (approximative Volumina) der Thoraxregion von normalen Fliegen und von extrem starken Metathorax-Modifikationen (Doppelthorax). Erklärung im Text.

		Normale Fliegen		Fliegen mit Doppelthorax	
N		10		8	
Kopfbreite (K) in mm		0,795		0,746	
		Mittelwerte in % der Kopfbreite	Ungefähres Volumen	Mittelwerte in % der Kopfbreite	Ungefähres Volumen
Mesothorax	Querdurchmesser .	97,4	110	101,2	127
	Längsdurchmesser .	104,9		83,7	
Metathorax	Querdurchmesser .	—	—	83,8	
	Längsdurchmesser .	—		72,4	

werte der Thoraxvolumina von 10 normalen Fliegen und der 8 extremsten Modifikationen. Demnach verhalten sich die Inhalte wie 127: 110. *Der modifizierte Gesamt- Thorax ist also etwas voluminöser als der normale.*

Allerdings ist dieser Unterschied nicht statistisch gesichert. Nach den Formeln für den Vergleich von Mittelwerten aus kleinen Zahlen nach Linder (1945) ergibt sich ein Wahrscheinlichkeitswert von ca. 20%, d. h. die Wahrscheinlichkeit für gleich grosse oder grössere Differenzen bei einheitlichem Material beträgt $^1/_5$. Eine sichere Feststellung über die quantitativen Verhältnisse bei extrem starken Modifikationen lässt sich also anhand des geringen zur Verfügung stehenden Materials nicht treffen.

m) *Die sensible Periode für Metathorax-Modifikationen.*

Da nur die Metathorax-Modifikationen in grösseren Prozentsätzen und aussschliesslich durch Behandlung von Eiern erzeugt

werden konnten, eignen sie sich allein für eine nähere Untersuchung. Die folgenden Abschnitte beziehen sich deshalb fast ausschliesslich auf sie.

Es wurde bereits festgestellt, dass diese Modifikationen nur in jüngeren Embryonalstadien ausgelöst werden können (Tab. 6). Ausserdem zeigen die Untersuchungsergebnisse, dass diese Phänokopie 3—4 Stunden nach Eiablage häufiger erzeugt wird als eine Stunde nach Eiablage. Zur genaueren Festlegung der sensiblen Periode dienten die in Tab. 10 zusammengestellten Versuche.

Tabelle 10.

Versuche zur Feststellung der sensiblen Periode für die Auslösung der Metathorax-Modifikation bei Drosophila melanogaster.

Alter in Stunden		Normale Fliegen	Abnorme Fliegen			Anzahl Versuche oder Zuchten	Behandlungszeit in Minuten
			Metathorax-Modifikation		übrige Abnormitäten		
Mittel	Minimum-Maximum		Anzahl	%			
½	0-1	307	3	0,9	17	7	3-10
1	0-2	1466	190	10,3	184	48	10-15
3	2-4	1008	474	30,3	83	24	15-20
6	5-7	1339	1	0,1	35	21	25-30
15-16	14-17	577	0	0	9	21	30-45
Kontrollen		1971	0	0	28	26	—

Schon unmittelbar nach der Eiablage ist die Möglichkeit zur Entstehung der Phänokopie gegeben. Allerdings ist die Häufigkeit noch gering. Auch ist es nicht ausgeschlossen, dass nur solche Eier mit Bildung der Phänokopie reagierten, die schon im Uterus etwas weiter entwickelt waren. Die Phänokopie-Rate steigt dann rapid an und erreicht offenbar zwischen 2—4 Stunden ihr Maximum. Der Anstieg geht demjenigen der Gesamthäufigkeit von Modifikationen nicht genau parallel. Im Alter von 6 Stunden ist die Bereitschaft zur Bildung der Metathorax-Modifikation auf Ätherreize hin praktisch erloschen. Die sensible Periode liegt also zwischen ½ und 6 Stunden, wenn man nur die

Mittelwerte berücksichtigt, und zwischen null und 7 Stunden, wenn man die grössten möglichen Altersunterschiede der Eier in Betracht zieht. Der Verlauf der sensiblen Periode lässt sich anhand der Prozentwerte von Tab. 10 schematisch so, wie in Abb. 20 wiedergegeben, darstellen.

Modifikationen der gleichen Art werden von Henke und Maas (1946) durch Anwendung von Hitzeschocks erzielt. Dabei lag die sensible Periode ebenfalls im frühen Embryonalalter. Sie fällt offenbar sogar recht genau mit der sensiblen Periode für die Aethermodifikation zusammen.

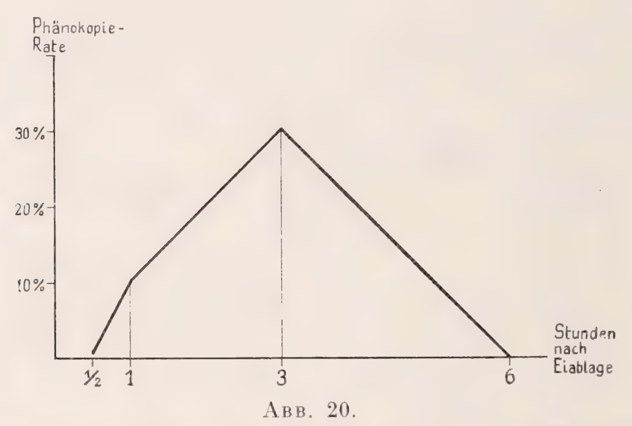


Abb. 20.

Graphische Darstellung der prozentualen Häufigkeit von Metathorax-Modifikationen nach Ätherisiierung der Eier im mittleren Alter von ½, 1, 3, oder 6 Stunden (vergl. Tab. 10).

n) *Einfluss der Dosis.*

Nach einer kurzdauernden Ätherisierung ist die Phänokopie-Rate erheblich geringer. Durch Erhöhung der Dosis lässt sich also der Prozentsatz an Modifikationen erhöhen. Es scheint aber im vorliegenden Fall die bei 1—4stündigen Eiern jeweils gewählte mittlere Dosis annähernd optimal zu sein, denn bei längerer Behandlung geht wohl ein grösserer Anteil der Versuchstiere zugrunde, aber unter den Überlebenden ist der Prozentsatz der Phänokopien nicht erhöht. Es ist wohl möglich, dass bei sehr starker Dosis potentiell die Modifikation alle Individuen erfasst, doch sind die schädlichen Einwirkungen des Äthers dann so stark, dass sie jede Weiterentwicklung verunmöglichen. Eine einwandfreie Dar-

stellung der Dosisabhängigkeit, wie sie erstmals von BLANC u. BRAUN (1942) versucht wurde, ist anhand der vorliegenden Versuche nicht möglich, da die Einzelresultate ausserordentlich stark schwanken.

Bei Behandlungszeiten zwischen 10 und 20 Minuten kommt es wohl nur auf die applizierte Äthermenge an, der Zeitfaktor, das heisst die Applikationsdauer dürfte dabei kaum irgendwelche Rolle spielen. Es ist nicht zu erwarten, dass die gleiche Äthermenge eine andere Wirkung ausüben würde, wenn sie im Verlaufe von 20 statt von 10 Minuten aufgenommen wird. Dagegen ist zu prüfen, ob eine gemessen am Prozentsatz der Überlebenden gleichwertige Äthermenge bei bedeutend längerer Einwirkungsdauer nicht andersartige oder stärkere Effekte verursacht. Die Tab. 11 repräsentiert einige Versuche zu dieser

TABELLE 11.

Erhöhung der Rate für Metathorax-Modifikation durch verlängerte Äther-Einwirkung (Stamm M).

Alter bei Behandlungs-Beginn Stunden	Dauer der Behandlung Minuten	Art der Behandlung	Gesamtzahl Fliegen	Abnorme Fliegen %	Beinverkrümmung %	Abnormes Abdomen %	Metathorax-Modifikation %
1 (0-2)	10-15	Aether	430	8,6	0,5	3,0	4,6
1 (0-2)	90	H_2SO_4: Aether = 2: 5	898	34,7	0,4	6,6	27,2
2 (1-3)	240	H_2SO_4: Aether = 2: 5	581	53,9	0,7	5,8	46,6

Fragestellung. Die Verwendung einer Mischung von Schwefelsäure und Äther im Verhältnis 2: 5 ermöglicht eine Behandlungsdauer von 90 Minuten für einstündige Eier und eine solche von 4 Stunden für 2 Stunden alte Eier (vergl. S. 643). Die Eier sind also im Alter von 1—2$^1/_2$, beziehungsweise von 1—5 Stunden ununterbrochen dem Äther ausgesetzt. Tab. 11 zeigt, dass in beiden Fällen eine ganz erhebliche Steigerung der Phänokopie-Rate erreicht wird (vergleiche die Tabellen 6 und 11).

Es gelingt auf diesem Wege, bei nahezu der Hälfte aller Fliegen die Metathorax-Modifikation hervorzurufen. Doch zeigt sich hier schon wieder eine Grenze des für Äther möglichen maximalen Erfolges. Die Behandlungsdauer lässt sich zwar beliebig weiter verlängern, wenn man entsprechende Äther-Schwefelsäure- Mischungen benützt, doch ist davon kein weiterer Erfolg zu erwarten, sobald die Behandlung über die Dauer der sensiblen Periode hinausgeht, vorausgesetzt, dass dabei die Entwicklungsvorgänge nicht wesentlich verlangsamt sind.

Die verlängerte Ätherisierung eignet sich anscheinend ganz besonders für die Auslösung *bithorax*-artiger Phänokopien. Der Prozentsatz anderer Modifikationen ist dabei entweder nicht erhöht oder sogar deutlich herabgesetzt. Das Letztere gilt besonders für die Beinverkrümmungen.

Die durchschnittliche Stärke der Merkmalsausprägung scheint zugleich mit der Phänokopie-Rate zuzunehmen. *Die Entstehung extrem starker Modifikationen wird also begünstigt durch verlängerte Behandlungsdauer sowie durch das innerhalb der sensiblen Periode optimale Behandlungsalter.* Die auf Seite 33 erwähnten extrem starken Varianten waren alle entweder als dreistündige Eier exponiert oder als einstündige Eier mit verdünntem Äther behandelt worden.

o) *Unterschiede zwischen verschiedenen Stämmen.*

Wenn man bei Phänokopie-Versuchen vergleichbare Resultate erhalten will, ist es wichtig, festzustellen ob eine bestimmte Phänokopie nicht auf Grund einer besonderen genotypischen Eigentümlichkeit des benützten Stammes überhaupt oder in hohem Prozentsatz entsteht. Da die Metathorax-Modifikationen bei allen hier verwendeten Wildstämmen und Mutanten erzeugt werden konnten, handelt es sich hier nur um die Frage, ob *die Raten dieser und anderer Phänokopien in verschiedenen Stämmen charakteristische Unterschiede zeigen.* Aus einem Vergleich der drei Wildstämme *B*, *L* und *Z* (Tab. 7) geht hervor, dass sich diese Stämme in ziemlich einheitlicher Weise unterscheiden. Nicht nur ist (abgesehen von den Kontrollzuchten) die Gesamthäufigkeit der Modifikationen beim

Stamm *Z* allgemein am grössten, bei *B* am geringsten, sondern in gleichem Sinne variiert auch die Häufigkeit der einzelnen Merkmale: Beinverkrümmung, abnormes Abdomen, Metathorax-Modifikationen. Es ist daher wahrscheinlich, dass die Unterschiede in diesem Fall auf der verschiedenen genotypischen Konstitution dieser Stämme beruhen.

p) *Geschlechtsverhältnisse und Asymmetrien.*

Auffallend ist die Tatsache, dass bei der zweifelhaften Modifikation der doppelten Genitalien (S. 667) nur Verdoppelung der männlichen, nicht aber der weiblichen Geschlechtsorgane zu beobachten war. Solche geschlechtsbegrenzte Unterschiede könnten bei Modifikationen wie bei Mutationen auftreten. Von den oben beschriebenen Modifikationen kommen einzelne bei Weibchen, andere bei Männchen etwas häufiger vor (Tab. 12). Ein deutlicher Unter-

TABELLE 12.
Häufigkeit einiger Äther-Modifikationen im weiblichen und im männlichen Geschlecht.

	♀	♂
Beinverkrümmung	126	93
Hemithorax	12	2
Haltere fehlt	21	13
Bein fehlt	25	19
Metathorax-Modifikation	288	309
Abnormes Abdomen	261	308

schied besteht für die Modifikationen: „Beinverkrümmung", „abnormes Abdomen", „Halterendefekt" und „hemithorax", doch ist er wahrscheinlich nur bei *hemithorax* von Bedeutung. Das Minus an Männchen ist hier vielleicht darauf zurückzuführen, dass Männchen mit derartigen Missbildungen häufiger im Laufe der Entwicklung zugrunde gehen. Die Metathorax-Modifikation ist in beiden Geschlechtern gleich häufig vertreten. Dagegen fand ASTAUROFF (1929) für die entsprechende Mutation „*tetraptera*" unter den Merkmalsträgern das männliche Geschlecht deutlich stärker vertreten. Im Gegensatz dazu sind bei „*podoptera*", einer andern homoeotischen Mutation mit schwacher Penetranz (GOLD-

SCHMIDT 1945 *b*) die Weibchen fast doppelt so oft Merkmalsträger als die Männchen.

Konstante links-rechts-Unterschiede sind für einen in jedem Entwicklungsstadium fast vollkommen symmetrischen Organismus zum Vornherein nicht zu erwarten. Falls aber doch die eine Körperseite eine stärkere Empfänglichkeit für bestimmte Modifikationen zeigt, liegt die Vermutung nahe, dass zwischen linker und rechter Körperhälfte in bestimmten Entwicklungsstadien bestimmte physiologische Unterschiede bestehen. Die Auszählung bei einigen Modifikationen (Tab. 13) ergab völlige Übereinstimmung zwischen links und rechts, die Halterendefekte ausgenommen. Diese traten links häufiger in Erscheinung. Das Versuchsmaterial ist jedoch viel zu klein, um daraus irgendwelche Schlüsse zu ziehen. Eine laterale Orientierung solcher Art wäre wohl prinzipiell nicht verschieden von Asymmetrieerscheinungen wie sie bei *Drosophila* im spiraligen Wachstum der Hoden [1] oder in der Drehung der Abdomenspitze während der Entwicklung bestehen.

TABELLE 13.

Häufigkeit der links-, rechts- und beidseitigen Modifikationen.

	Links	Rechts	Beidseitig
Bein fehlt	18	18	2
Haltere fehlt	23	14	4
Hemithorax	5	6	0
Metathorax-Modifikation . .	104	105	305

q) *Korrelationen.*

Bei Mutationen mit schwacher Penetranz und vorwiegend nur einseitiger Merkmalsbildung, stellt sich die Frage, ob linksseitige und rechtsseitige Manifestation vollständig voneinander unabhängig sind, oder

[1] Beide Hoden bilden, vom Ausführgang aus gesehen, eine Rechtsspirale.

in einer gegenseitigen Abhängigkeitsbeziehung stehen. ASTAUROFF (1930) hat dieses Problem für eine der *bithorax*-artigen Mutanten, nämlich für *tetraptera* untersucht, und ausführliche theoretische Erwägungen daran geknüpft. Er kam zum Ergebnis, dass in diesem Fall gar keine Korrelation besteht.

Bei den Äther-Phänokopien können die *bithorax*-artigen Merkmale einzeln ganz selbständig erscheinen. Dies gilt ebensowohl für die aus der ventralen Imaginalscheibe entstehenden Tibia- und Hypopleura-Borsten, wie für die aus der dorsalen Scheibe hervorgehende flügelartige Haltere und das Scutum-ähnliche Postnotum. Doch treten vereinzelte Merkmale bedeutend spärlicher auf als die verschiedenen Kombinationen. Insbesondere sind im dorsalen Bereich die beiden Modifikationen auch bei schwächster Manifestation sehr oft gleichzeitig ausgebildet. Es bedeutet dies, dass eine Imaginalanlage, in der die modifizierende Entwicklungsstörung den notwendigen Schwellenwert erreicht hat, meist nicht nur in einzelnen Arealen, sondern als Ganzes betroffen ist.

TABELLE 14.

Häufigkeit der einseitigen und beidseitigen Ausbildung der Metathorax-Modifikation. Die tatsächlichen Zahlen (oben) sind der theoretischen Verteilung bei Annahme von links-rechts-Unabhängigkeit (unten) gegenübergestellt, um die hochgradige Symmetrie (links-rechts-Korrelation) der Merkmalsausprägung zu demonstrieren.

	Fliegen mit normalen Metathorax	Einseitige Modifikation	Beidseitige Modifikation
Verteilung im Experiment	1612	209(104+105)	305
Zufallsverteilung bei Unabhängigkeit	1612	479	35

Wie verhält es sich aber mit der Korrelation zwischen solchen Anlagen, die schon im Embryonalstadium morphologisch getrennt sind und bis ins Puppenstadium getrennt bleiben? Zwischen linker und rechter Körperhälfte besteht für die Metathorax-Modifikation folgende Beziehung (Tab. 14). Auf 105 Fliegen mit

nur linksseitiger und 104 mit nur rechtsseitiger Manifestation des Merkmals entfielen 305 mit beidseitiger Manifestation. Bei den Phänokopien besteht also eine hochgradige Korrelation zwischen links und rechts, die durch den Vergleich zwischen dem Versuchsergebnis und der berechneten Zufallsverteilung bei Unabhängigkeit besonders eindrücklich wird (Tab. 14). Der Korrelationskoeffizient beträgt 0,68. Der völligen Unabhängigkeit bei der Mutation steht also eine auffallende Korrelation bei der Phänokopie gegenüber. Dies ist umso bemerkenswerter, als bei zwei andern homoeotischen Mutanten, nämlich „*podoptera*" und „*tetraltera*", GOLDSCHMIDT (1945 *b*) und VILLEE (1942 *b*) ebenfalls völlige links-rechts-Unabhängigkeit gefunden haben. Die erwähnten Mutationen sind alle durch niedrige Penetranz ausgezeichnet. So manifestiert sich der *tetraptera*-Faktor bei ca. 10% der Fliegen, *tetraltera* bei ca. 15% und *podoptera* bei 1/4-1%, höchstens 5%. Vorausgesetzt, dass die Phänokopierung der *tetraptera*-Merkmale auf der gleichen entwicklungsphysiologischen Grundlage beruht wie die Merkmalsbildung der Mutante, besteht in Bezug auf die links-rechts-Korrelation ein auffallender Widerspruch. Für normale Merkmale besteht innerhalb der gegebenen Variationsbreite in der Regel Symmetrie. ASTAUROFF (1930) führt die Asymmetrie der *tetraptera*-Merkmale darauf zurück, dass es sich hier um Abweichungen von der Normalentwicklung handelt. Dabei kann man sich vorstellen, dass der Entwicklungsstörung kleinste Ursachen zugrunde liegen, die als auslösende Faktoren von lokal beschränkter Wirksamkeit sind. Sobald aber ein auslösender Faktor verstärkt wird, ist die Wahrscheinlichkeit entsprechend grösser, dass er einen ausgedehnten Keimbezirk erfasst und auf beiden Körperseiten zur charakteristischen Entwicklungsablenkung führt. Falls diese Interpretation, die derart verschiedene Symmetrieverhältnisse auf verschiedene allgemeine Intensität der primär störenden Faktoren zurückführt, zutrifft, könnte man erwarten, dass bei zunehmender Penetranz auch die Korrelation zunehmen müsste. Die Symmetrie-Daten für die Modifikation beziehen sich auf ein Material mit ca. dreissigprozentiger „Penetranz" des Merkmals gegenüber einer nur zehnprozentigen Penetranz der *tetraptera*-Mutation. Es wäre aber in erster Linie zu untersuchen,

ob nicht durch experimentelle Erhöhung der Penetranz bei der Mutante eine positive Korrelation zustandekommt. (Die Penetranz von *tetraptera* wird bei einer Zuchttemperatur von 25-27°, diejenige von *tetraltera* bei niedriger Temperatur ganz beträchtlich erhöht).

Abgesehen von der Symmetrie in Bezug auf einen Merkmalskomplex besteht noch die Möglichkeit, dass ein bestimmtes Merkmal mit einem andern korreliert ist, obschon es morphologisch nichts mit jenem gemeinsam hat. So findet man nicht selten bei Individuen mit Metathorax-Modifikationen gleichzeitig Abnormitäten des Abdomens oder Verkrümmung der Beine. Es ist hier zu prüfen, ob es sich um nur zufälliges oder um korrelatives Zusammentreffen handelt. Aus der relativen Häufigkeit des gemeinsamen Auftretens (Tab. 15) ergibt sich, dass die Merkmale „abnormes Abdomen" und „Metathorax-Modifikation" nicht korreliert sind (Tab. 15*a* Korrelationskoeffizient = 0,01, Assoziationskoeffizient = 0,06), dass dagegen zwischen „Metathorax-Modifikation" und „Beinverkrümmung" deutliche positive Korrelation besteht (Tab. 15 *b*, Korrelationskoeffizient = 0,22, Assoziationskoeffizient = 0,68). Vorwiegend sind dabei die Hinterbeine betroffen. Daraus ist wahrscheinlich abzuleiten, dass die verkrümmten Beine selbst in den Versuchen mit Eiern nicht als einheitliche Modifikation betrachtet werden können, sondern teils als Folgeerscheinung der metathorakalen Entwicklungsstörung, teils unabhängig davon auf andere Weise entstehen. Dafür sprechen auch die Resultate der Behandlung mit andern Chemikalien (S. 692).

TABELLE 15.

Häufigkeit der Kombination von Metathorax-Modifikationen mit Abdomen-Modifikationen einerseits (a) und mit Beinverkrümmung anderseits (b).

	Fliegen ohne die betreffenden Abnormitäten	Nur Metathorax Modifikation	Nur abnormes Abdomen	Metathorax u. Abdomen gleichzeitig	Nur Beinverkrümmung	Metathorax u. Beinverkrümmung gleichzeitig
a	2099	627	209	56	—	—
b	2223	567	—	—	85	116

r) *Versuche mit Mutanten.*

Da der modifizierte Metathorax im Idealfall eine genaue Kopie des Mesothorax darstellt, ist anzunehmen, dass bei Anwesenheit von Genen, die sich phänotypisch im Bereiche des Mesothorax auswirken („Flügelgene", „Borstengene"), dieselben phänotypischen Veränderungen auch am modifizierten Metathorax entstehen. Für den Nachweis dieser Parallelität wären z. B. „*Beaded*" oder „*crossveinless*" geeignet, doch wären dazu grössere Versuchsreihen erforderlich, da nur ganz vereinzelte extrem starke Modifikationen aufschlussreich sein könnten. Es konnte im Rahmen dieser Arbeit lediglich für die Mutationen „*forked*", „*naked*" und „*yellow*" die eigentlich selbstverständliche Feststellung gemacht werden, dass sie sich im zusätzlich gebildeten Mesothoraxsegment genau so auswirken wie in allen übrigen Körperabschnitten. Interessant wäre es dagegen, das Verhalten einer Mutation zu beobachten, die sich nur im Metathorax auswirkt. Derartige Mutationen stehen aber, abgesehen von den *bithorax*-artigen Faktoren, nicht zur Verfügung.

s) *Versuche mit andern Chemikalien.*

Die Frage der Spezifität des auslösenden Agens wurde in der Literatur über Phänokopien mehrfach diskutiert. Es wäre im vorliegenden Falle zu untersuchen, ob andere physikalische oder chemische Mittel bei geeigneter Anwendungsweise ebenfalls imstande sind, die charakteristische Metathorax-Modifikation auszulösen. Allgemein kann angenommen werden, dass keine der bekannten oder möglichen Mutationen nur durch ein einziges ganz bestimmtes Agens phänokopiert werden kann. Eine Ausnahme bilden vielleicht Pigmentierungs-Mutationen, die anscheinend noch nie in Phänokopie-Versuchen als Modifikationen aufgetreten sind (Goldschmidt 1945 *a*). Der Organismus verfügt über bestimmte Reaktionsmöglichkeiten, und eine bestimmte Reaktion kann durch verschiedenen primären Anstoss eingeleitet werden. Einen Beweis dafür bildet schon die Tatsache, dass überhaupt die Möglichkeit der Phänokopierung gegeben ist. Wie wohl die meisten mutativen Veränderungen, so ist auch der *bithorax*-Phänotypus schon als vereinzelte spontane Modifikation beobachtet worden (Morgan, Bridges, Sturtevant 1925). Die gleiche Modifikation wurde vereinzelt auch durch erhöhte Temperatur (Plough und

Ives 1935) und durch Phenolbehandlung (Niggli 1948) erhalten. Mit grösserer Regelmässigkeit erzielten sodann Henke und Maas (1946) die bithorax-Phänokopie durch Hitzeschockwirkung.

Im Rahmen dieser Modifikationsversuche mit Äther war es aber von besonderem Interesse, andere Chemikalien daraufhin zu

Tabelle 16.

Übersicht über die Versuche mit Chloroform und mit HCN (Stamm M).

		Chloroform			Cyanwasserstoff	
Mittleres Alter in Stunden nach Eiablage		1	3-4	6-19	1	3-4
Behandlungszeit in Minuten		5	10-15	10-20	3	3
Anzahl Versuche		17	22	14	17	10
Gesamtzahl Fliegen		717	1159	899	847	512
Normale Fliegen		666	1133	892	728	427
Abnorme Fliegen		51	26	7	119	85
Art der Abnormität	ein Bein fehlt	5	—	—	2	3
	eine Haltere fehlt	3	1	—	—	1
	abnormes Abdomen	28	10	4	94	68
	verkrümmte Beine	6	5	1	4	9
	Flügel abnorm	3	4	—	2	2
	hemithorax	1	2	—	1	—
	Thorax längsgespalten	—	—	—	—	1
	Metathorax-Modifikation	—	—	—	—	—

untersuchen, ob sie wie der Äthyläther geeignet sind, die Entstehung der beschriebenen Metathorax-Modifikation anzuregen. Zunächst war es naheliegend, die Wirksamkeit eines andern Narkotikums zu prüfen. Chloroform lässt sich in gleicher Weise wie Äther anwenden, nur sind dabei etwas kürzere Behandlungszeiten nötig (Tab. 16). In einer Reihe von Versuchen mit Chloroform (Stamm *M*) wurde keine einzige

M e t a t h o r a x - M o d i f i k a t i o n b e o b a c h t e t. Davon abgesehen bestand zwischen Chloroform und Äther kein prinzipieller Unterschied in Bezug auf die Art der Modifikationen. Aus diesem Vergleich zwischen Äther und Chloroform ist vorläufig nur zu entnehmen, dass die Entstehung der Veränderungen im Metathorax nicht auf der narkotisierenden oder lipophilen Wirkung des Äthers beruhen kann. Nachdem Versuche mit Chloroform ein negatives Resultat ergeben hatten, wurde eine Verbindung von ganz anderer biologischer Wirksamkeit geprüft. Mit dem als Fermentgift bekannten C y a n w a s s e r s t o f f (Blausäure, HCN) liessen sich Versuche in der Weise durchführen, dass der Luftstrom statt durch die zu verdampfende Flüssigkeit durch grob pulverisiertes Kaliumcyanid (KCN, 50 g) durchgeleitet wurde. Die Empfindlichkeit für Cyanwasserstoff scheint sich im Gegensatz zur Ätherempfindlichkeit im Laufe der Entwicklung nicht zu ändern.

Das Ergebnis war wiederum negativ: k e i n e e i n z i g e M e t a t h o r a x - M o d i f i k a t i o n e n t s t a n d b e i d i e s e r B e h a n d l u n g s w e i s e (Tab. 16). Abgeschen davon, waren auch hier die entstandenen Modifikationen mit den Äthermodifikationen vergleichbar. Als Besonderheit fällt nur ein etwas erhöhter Prozentsatz von Abdomenstörungen auf.

Eine Modifikation, die in den Versuchen mit Äther nie aufgetaucht war, kam nach Frühbehandlung sowohl mit Chloroform als auch mit HCN in wenigen Fällen (8 Weibchen, 4 Männchen) zur Beobachtung, nämlich: Fehlen des Afters und aller äusseren und inneren Geschlechtsteile mit Ausnahme der Gonaden. Es handelt sich um die gleiche Art von Missbildung wie sie als hauptsächliche Modifikation nach Ätherisierung von Puppen beobachtet wurde (Tab. 3). Die Veränderungen beruhen also auf Entwicklungsstörungen der Imaginalscheiben, die, ob sie auf frühem oder auf spätem Stadium einsetzen, doch zum selben Ergebnis führen können dadurch, dass sie die normale Entfaltung der Anlage verunmöglichen.

In kleinerem Umfang wurden Versuche mit K o h l e n o x y d - h a l t i g e m L e u c h t g a s (CO), ferner mit Ä t h y l a l k o - h o l, B u t y l a l k o h o l, D i o x a n und P h e n o l (liquefactum) angestellt. Die genannten Flüssigkeiten können nicht in derselben Weise wie Äther oder Chloroform verwendet werden, weil dabei die wirksame Konzentration kaum erreicht wird. Die

zu behandelnden Eier müssen vielmehr für bestimmte Zeit in die konzentrierten oder verdünnten Flüssigkeiten eingetaucht werden.

Einzig mit Phenol konnten positive Ergebnisse erzielt werden. Es ist also, wie von NIGGLI (1948) festgestellt wurde, möglich, durch Behandlung von Eiern mit Phenollösung ebenfalls die charakteristischen Metathorax-Veränderungen zu erzeugen.

Die Frage, warum Äther und Phenol im Gegensatz zu den übrigen geprüften Substanzen in Bezug auf die Abänderung der Metathoraxentwicklung gleiche Wirkung ausüben, muss vorläufig offengelassen werden. Es ist deshalb auch nicht möglich, aus der Feststellung einer derartigen chemischen Spezifität der auslösenden Faktoren Anhaltspunkte zu gewinnen, die über die Natur der primär modifizierten Vorgänge Aufschluss geben könnten. Von einer streng begrenzten „chemischen Spezifität" kann ohnehin kaum die Rede sein, nachdem HENKE und MAAS (1946) ähnliche Erfolge mit Hitzebehandlung erzielten.

t) *Vergleich zwischen Drosophila* melanogaster *und* hydei.

FRIESEN (1936) fand bei Phänokopie-Versuchen mit Röntgenstrahlen für *Drosophila melanogaster*, *simulans* und *hydei* keine qualitativen, sondern nur quantitative Unterschiede inbezug auf die erzielten Modifikationen. In der vorliegenden Arbeit sind in kleinem Masstab Parallelversuche mit *Drosophila hydei* durchgeführt worden, um festzustellen, inwieweit sich die beiden Arten ähnlich oder verschieden verhalten. Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die meisten der bei *melanogaster* durch Ätherisierung hervorgerufenen Modifikationen nach entsprechender Behandlung auch bei *hydei* auftreten. Nur sind abgeänderte Individuen bei *hydei* allgemein viel seltener. So fand sich beispielsweise die *bithorax*-artige Metathorax-Modifikation nur ein einziges Mal (Tab. 6). Ob dieser Unterschied auf genotypischen Eigentümlichkeiten direkt beruht, oder nur auf der höheren Ätherempfindlichkeit und damit kürzeren Behandlungszeit der grösseren Art, wäre zu untersuchen.

Dass verschiedene Arten derselben Gattung einen grossenteils identischen („homologen") Genbestand besitzen [1], ist sehr wahr-

[1] GOLDSCHMIDT (1940) allerdings hält diese Auffassung für irrtümlich.

scheinlich. Dies geht im Zusammenhang mit zytologischen und genphysiologischen Erkenntnissen aus der weitgehend übereinstimmenden genotypischen und phänotypischen Variabilität verschiedener Arten hervor. In eine solche Vorstellung fügen sich auch die in den vorliegenden Versuchen erhaltenen Daten über *Drosophila melanogaster* und *hydei* ein.

ALLGEMEINE BEMERKUNGEN

Bedeutung der Phänokopie. Unter Phänokopie versteht man eine durch experimentelle Eingriffe erzielte oder spontan entstandene Veränderung des Phänotypus, welche mit der durch eine bestimmte Mutation hervorgerufenen Veränderung morphologisch identisch ist. Wenn eine Modifikation „spontan" auftritt, ist von den auslösenden Faktoren nichts bekannt, während man im Falle der experimentellen Phänokopie bestimmte Angaben über die Art des wirksamen Eingriffs machen kann. Der Wert solcher Angaben ist gegeben durch die Schlussfolgerungen, die sich daraus ziehen lassen, und es ist zunächst hauptsächliches Ziel der Arbeiten über Phänokopien, Anhaltspunkte zur Beurteilung dieses Problems zu gewinnen. Die Untersuchungen über Phänokopien befassen sich mit der Feststellung sensibler Perioden und mit der Prüfung verschiedener physikalischer und chemischer Agentien auf eventuelle spezifische, ausschliesslich durch bestimmte Mittel erreichbare Phänokopien hin. Es gilt allgemein die folgende Auffassung: Der sich entwickelnde Organismus durchläuft ein vorgeschriebenes Muster ununterbrochen sich ablösender dynamischer Vorgänge, die im Normalfall zu dem innerhalb gewisser Variationsbreiten konstanten Typus führen. Bestimmte modifizierende Einwirkungen haben im Endergebnis entsprechende Abänderungen des fertigen Organismus zur Folge, die nicht beliebiger Art sind, sondern in ihrer Mannigfaltigkeit durch die Reaktionsmöglichkeiten des Entwicklungssystems gegeben sind. Abweichungen von der Norm können durch genetische Veränderungen hervorgerufen werden. Da aber jedes Merkmal nur das Endergebnis einer komplizierten Reaktionskette ist, kann eine ganze Reihe verschiedener, an verschiedenen Stellen der Kette eingreifender Mutationen zur selben phänotypischen Veränderung führen. Dasselbe gilt für äussere

Eingriffe, also für Phänokopien. Während die Unterscheidung verschiedener genetischer Faktoren ohne weiteres — wenn auch nicht in physiologischem Sinne — gegeben ist, ist eine Unterscheidung verschiedener phänotypisch einheitlicher Phänokopien zunächst nur anhand ihrer eventuell verschiedenen sensiblen Perioden möglich. Es besteht deshalb das Bedürfnis, nur diejenigen Phänokopien mit einer bestimmten Mutante zu vergleichen, deren Auslösung im gleichen Zeitpunkt wie die primäre Auswirkung der betreffenden Mutation stattfindet, und die im Folgenden die gleichen Entwicklungsabweichungen durchlaufen wie die Mutante. HENKE, v. FINCK und SUNG-YÜN MA (1941) sprechen von einer „echten Phänokopie", wenn diese Voraussetzungen erfüllt sind.

Wie weit vermag nun eine echte Phänokopie Aufschluss zu geben über das Wesen der kopierten Mutation? Sie liefert weiter nichts als eine Bestätigung dafür, dass die Mutation in jenem bestimmten Zeitpunkt in den Entwicklungsablauf eingreifen muss. Über die Art dieses Eingreifens lässt sich nichts aussagen, nicht einmal ob es sich um eine universelle oder lokalisierte, eine intra- oder interzelluläre Wirkung handelt, geschweige denn über die chemische Natur der Veränderungen. So zeigt zum Beispiel die Phänokopie der Mutante „*cryptocephal*" (GLOOR 1945), die als echte Phänokopie gelten kann, nur, dass die Mutation sich tatsächlich zur Zeit der sensiblen Periode der Phänokopie auswirken muss, aber nicht einmal, welches Organ oder Organsystem dadurch primär betroffen wird.

Und doch liegt das Ziel von Phänokopie-Versuchen letzten Endes darin, Einblicke in die Genphysiologie oder in physiologische Einzelheiten des Entwicklungsablaufes zu gewinnen. Sie fügt sich damit in den Rahmen der aktuellen Bestrebungen ein, die abnormen Merkmale nicht als an sich interessant zu betrachten, sondern als Signale von Vorgängen zu verstehen, die sich im Innern des werdenden Organismus abspielen. Die experimentelle Auslösung von Modifikationen hat deshalb auch nicht nur Sinn als Phänokopie-Versuch, sondern kann vielleicht zu einer selbständigen Gattung entwicklungsphysiologischer Versuche werden. Bei *Drosophila* ist das Phänokopie-Experiment als solches wichtig, weil hier eine grosse Zahl von Mutanten zur Verfügung steht; es hat aber als entwicklungsphysiologisches Experiment deshalb besondere Bedeutung,

weil operative Eingriffe während der Embryonalentwicklung technisch sehr schwierig sind.

Da im Entwicklungsablauf Variationen grösseren Ausmasses meist mit letalen Folgen verbunden sind, ist die Zahl der möglichen phänotypischen Varianten recht beschränkt und sicher viel geringer als die Zahl der Erbfaktoren, oder gar der möglichen Mutationen. Es ist recht wahrscheinlich, dass die Möglichkeit einer phänotypischen Nachahmung prinzipiell für jede Mutante besteht, ebenso dass der Phänotyp der meisten spontan oder experimentell erhaltenen Modifikationen auch von einer bestimmten Mutation verursacht werden kann. Ein Verfahren, das es erlauben würde, die ganze Mannigfaltigkeit der phänotypischen Variationen sichtbar zu machen, könnte also gleichzeitig ein vollständiges Bild der auf mutativem Wege möglichen Veränderungen vermitteln.

Nun hat allerdings GOLDSCHMIDT (1945 *a*) festgestellt, dass ein bestimmter Typus von Mutanten bisher nicht phänokopiert werden konnte, nämlich Farbmutanten wie „*yellow*", „*white*" etc. GOLDSCHMIDT vermutet auf Grund dieser Tatsache, dass solche, die Chemosynthese bestimmter Stoffe kontrollierende Mutationen prinzipiell anderer Natur sein könnten als die übrigen, und vielleicht nur durch direkte chemische Eingriffe nachzuahmen wären. Farbmodifikationen sind auch in den Äther-Versuchen nicht aufgetreten, mit Ausnahme einer einzigen Fliege mit „*light*"-ähnlicher Augenfarbe (S. 656).

Die Modifikations-Raten. Eine auffällige Eigenschaft der Phänokopien ist es, dass sie in der Regel nur in geringen Prozentsätzen erhalten werden können. Dies ist deshalb merkwürdig, weil es sich meist um Phänokopien von hundertprozentig penetranten Mutationen handelt. Offenbar fehlen dem Experimentator die Möglichkeiten, so genau zu arbeiten wie das Gen während der Entwicklung. Auch kann man sich vorstellen, dass im Experiment in der Regel ein grober Eingriff nur indirekt und daher mit geringer Zuverlässigkeit die entscheidende Stelle trifft. Ausserdem sind die Fehlerquellen im Phänokopie-Versuch recht gross. Insbesondere ist es nicht einfach, das genaue Alter der zu behandelnden Entwicklungsstadien zu bestimmen. Bei möglichst genauer Zeitbestimmung und Dosierung und bei Anwendung eines adäquaten Mittels muss es aber doch prinzipiell möglich sein, eine Modifikations-Rate von

100% zu erhalten. Tatsächlich ist es auch verschiedenen Autoren (Goldschmidt 1935, Friesen 1936, Sung-Yün Ma 1943) gelungen, bestimmte Phänokopien bei sämtlichen behandelten Individuen hervorzurufen. Wenn eine Phänokopie wie die Metathorax-Modifikation nicht bei sämtlichen Versuchstieren produziert werden kann, dann ist das eher verständlich, weil auch der kopierten Mutante nur eine schwache Penetranz zukommt. Die schwache Penetranz der Mutante wie der Modifikation könnte in ein und derselben entwicklungsphysiologischen Eigentümlichkeit begründet sein, zum Beispiel darin, dass die Grundlage der Merkmalsausbildung auf der Veränderung eines zeitlich und örtlich relativ ausgedehnten und weitgehend regulierbaren Vorgangs beruht. Anderseits ist festzustellen, dass „*bithorax*"-Allele mit guter Penetranz bekannt sind und dass mit geeigneten Methoden auch die Modifikationsrate vielleicht noch weiter erhöht werden könnte.

Fragen der Spezifität. Die Art der im Experiment entstehenden Modifikation ist von einer Anzahl Faktoren abhängig, die nur zum Teil gut kontrollierbar sind. Das Entwicklungsalter, die Stärke der Dosis, die Dauer der Einwirkung, das modifizierenden Agens und genotypische Besonderheiten der Versuchstiere spielen daben eine Rolle. Gerade der Einfluss der genotypischen Konstitution der für die Versuche verwendeten Stämme darf nicht unterschätzt werden. Zwischen den zu Äther-Versuchen benützten Wildstämmen liessen sich zwar in Bezug auf die Resultate nur quantitative Unterschiede feststellen, aber es ist durchaus möglich, dass auf Grund verschiedener Genbestände von Wildstämmen auch qualitative Verschiedenheiten in der Modifizierbarkeit, vielleicht auch in der Mutabilität, entstehen könnten. So vermutet Rapoport (1940 *b*), dass die von Tarnavsky und von Gershenson (1939) mit Thymonukleinsäure erzielten Resultate, die er selbst nicht reproduzieren konnte, auf besonderen Eigentümlichkeiten der betreffenden Stämme beruhten. Glass (1944) konnte zeigen, dass durch Inaktivierung eines Unterdrücker-Gens durch Röntgenbestrahlung im Embryonalstadium eine im Stamm unsichtbar vorhandene Mutation manifest werden kann.

Die Auslösung bestimmter Modifikationen ist in sehr verschiedenem Masse phasenspezifisch, d. h. an bestimmte Entwicklungsstadien gebunden. Sensible Perioden können kurz oder lang, einheitlich oder unterbrochen sein. Wo nicht kurze, prägnante sensible

Perioden bestehen, ist die einfachste Annahme die, dass hier ganz verschiedene Eingriffe an verschiedenen Stellen eines Entwicklungsprozesses zum selben Endresultat führen, entsprechend dem gleichartigen phänotypischen Habitus verschiedener Mutanten. Man kann mit FRIESEN (1936) annehmen, dass Merkmale, die sich im Phänokopie-Versuch als „unspezifisch" erweisen, durch eine grosse Zahl von Genen hervorgerufen werden und umgekehrt.

Phänokopien mit einer einzigen kurzen sensiblen Periode sind in den vorliegenden Versuchen nur zwei aufgetreten, nämlich diejenigen von „*cryptocephal*" und von „*bithorax*". Eine klare zeitliche Abgrenzung ist für die übrigen Modifikationen nicht möglich. So können, um nur ein Beispiel zu nennen, übereinstimmende Doppelbildungen oder Defekte durch Behandlung verschiedener Entwicklungsstadien erzeugt werden (vgl. GOLDSCHMIDT 1929, PLOUGH u. IVES 1935, ENZMANN u. HASKINS 1939).

Von grossem Interesse ist die Frage, ob durch bestimmte Mittel bestimmte Phänokopien hervorgerufen werden. Es scheint, dass eine gewisse Spezifität insofern besteht, als zum Beispiel gewisse Phänokopien bisher nur nach Röntgenbestrahlung, nicht dagegen nach Temperaturschocks, andere nur nach Temperaturschocks beobachtet worden sind (FRIESEN 1936). Verschiedenheiten in der Wirksamkeit von Röntgenstrahlen und Neutronen wurden von ENZMANN u. HASKINS (1939) erörtert. JOLLOS (1934) fand Unterschiede zwischen den Resultaten feuchter und trockener Hitzebehandlung. Doch wurde in keinem Fall geprüft, ob eine bestimmte Phänokopie nur nach Anwendung eines bestimmten Mittels entstehen kann. Es ist höchst unwahrscheinlich, dass die Möglichkeit einer derartigen Spezifität bei den reichlich groben Methoden, die bisher angewendet worden sind, überhaupt besteht. Die durch eine verhältnismässig kurze sensible Periode ausgezeichnete „*cryptocephal*"-Phänokopie kann durch Hitze, Kälte (GLOOR 1944), Äther und Ultraviolett (EPSTEINS 1939) erzeugt werden, die „ *bithorax*"-Phänokopie durch Ather, Phenol (NIGGLI, 1948), Hitze (PLOUGH und IVES 1935, HENKE und MAAS 1946) und wahrscheintlich auch durch Röntgenstrahlen. Dies will allerdings nicht besagen, dass jedes beliebige Mittel dazu geeignet ist, eine bestimmte Modifikation zu induzieren. Beispielsweise kann *bithorax* mit Chloroform und mit Cyanwasserstoff nicht kopiert werden. Aber aus solchen Feststellungen über Spezifität des Agens können kaum weitgehende Schlüsse gezogen werden

(vergl. S. 695), bevor nicht die Möglichkeit besteht, die Differenzierung der modifizierenden Faktoren ausserordentlich zu verfeinern. Diese Möglichkeit liegt vielleicht bei langwelligen Strahlen in der Variierung der Wellenlänge, vor allem aber in der unbegrenzten Mannigfaltigkeit der chemischen Agentien. Erst wenn es gelingt, eine ganz bestimmte Substanz so zu applizieren, dass dadurch eine spezifische Modifikation entsteht, wird es möglich sein, den dabei direkt beteiligten physiologischen Vorgang zu analysieren. Einen ersten Hinweis in dieser Richtung bildet ein Befund von RAPOPORT (1940 *a*), wonach es bei der Phänokopierung von „*abdomen rotatum*" und „*twisted*" mit Paraaminophenol und verwandten Verbindungen gelinge, je nach der Wahl des Stoffes Rechts- oder Linkswindung des Abdomens zu erzwingen.

Wenn schon die einzelne Phänokopie nicht auf ein bestimmtes der bisher verwandten Mittel beschränkt ist, muss doch jedes Mittel eine gewisse Auswahl treffen. Unter Umständen wird es möglich sein, aus der Art der Auswahl auf die Art der beeinflussten Entwicklungsvorgänge wenigstens im Sinne einer generellen Charakterisierung zu schliessen. Nachdem in den orientierenden Versuchen eine ganze Reihe verschiedener Entwicklungsstadien mit Äther behandelt worden sind, lässt sich sagen, dass der Äther nur eine ganz bescheidene Auswahl von leicht reproduzierbaren Modifikationen hervorzubringen imstande ist. Ähnliches gilt auch für die übrigen bekannten Methoden zur Gewinnung von Phänokopien. Eine kritische Zusammenstellung aller bisherigen Resultate würde es vielleicht erlauben, gewisse gemeinsame Merkmale der durch ein einzelnes Mittel, und gewisse Unterschiede zwischen den durch zwei verschiedene Mittel erzeugten Phänokopien herauszuschälen. Für den Äther allein ist dies anhand der vorliegenden Resultate nicht möglich. Man könnte sich vorstellen, dass der Äther bestimmte Determinationsvorgänge (Doppelbildungen und Defekte von Imaginalanlagen und Veränderungen des Metathorax durch Behandlung der Eier) und Differenzierungsvorgänge (Abdomen-Defekte nach Behandlung im Puppenstadium) stört, vielleicht auf Grund irgendeiner Eigenart der räumlichen Ausbreitung dieser Vorgänge.

Die „bithorax"-Phänokopie. Die als Phänokopie von *bithorax*-ähnlichen Mutanten zu bezeichnende Metathorax-Modifikation

konnte etwas eingehender untersucht werden. Die sensible Periode ist verhältnismässig kurz. Am leichtesten gelingt die Veränderung des Metathorax bei etwa 3 Stunden alten Embryonen. Selbstverständlich kann in diesem Stadium von einer morphologisch differenzierten Imaginalanlage noch nicht die Rede sein. Nach Poulson (1937) ist in diesem Alter erst die Bildung des Blastoderms vollendet, die gerade ablaufenden sichtbaren Vorgänge sind: Wachstum der Blastodermzellen, Bildung der Kopffurche und der ventromedianen Furche. Erst in der 16. bis 18. Stunde werden die ersten Imaginalscheiben sichtbar.

Die äthersensible Periode der Metathorax-Veränderung steht also in keiner Beziehung zur morphologischen Gestaltung der Imaginalanlagen. Vielmehr fällt sie in einen Entwicklungszustand, in dem noch nicht einmal Andeutungen einer Segmentbildung zu erkennen sind. Es muss daraus geschlossen werden, dass die Differenzierungstendenzen der imaginalen Metathorax-Anlagen in einem Augenblick festgelegt werden, in dem die zellulären Anlagen noch aus wenigen in der metathorakalen Region des Blastoderms liegenden Zellen bestehen.

Nach den Ergebnissen entwicklungsphysiologischer Untersuchungen geschieht die Bildung der Keimanlage in einer bestimmten räumlichen und zeitlichen Ordnung von einem Differenzierungszentrum aus (Seidel 1936). Das Differenzierungszentrum bedingt vielleicht als Höhepunkt eines Strukturgefälles die Differenzierungsordnung des Eies. Es wäre möglich, dass ein vom Differenzierungszentrum ausgehender Gradient in seinen verschiedenen Abstufungen für die segmentale Determination der Imaginalanlagen verantwortlich ist und dass eine bestimmte Störung des Gradienten zur Festlegung mesothorakaler Tendenzen im Metathorax führt. Die ausserordentliche Variabilität der Modifikation würde sich damit gut vereinbaren lassen; schwer zu erklären wäre aber die Tatsache, dass ganz kleine Bezirke der Metathorax-Anlagen sich unabhängig vom Rest der Anlage mesothorakal differenzieren können. Besonders merkwürdig ist sodann der Umstand, dass der metathorakale Tarsus, und zwar als einziger Bestandteil des metathorakalen Segmentes, überhaupt nicht umgestimmt werden kann. Dabei ist bekannt, dass sich die Imaginalanlagen noch im Larvenstadium III in einem labilen Determinationszustand befinden (Waddington 1942 *a*, *b*, Vogt 1944, 1946) und dass durch Röntgenbestrahlung

beispielsweise die Aristenbasis in ein beinähnliches Gebilde umgewandelt werden kann.

Nach GOLDSCHMIDT (u. a. 1940) entstehen Phänokopien immer durch einfache Verschiebung von Reaktionsgeschwindigkeiten. Eine Interpretation des „*bithorax*"-Phänomens liesse sich mit einigen Erweiterungen auch auf Grund dieser Annahme und der GOLDSCHMIDT'schen Vorstellung von „Evokatoren"[1] durchführen; doch bieten die vorhandenen Daten einen allzu unsicheren Boden für eingehende Diskussion. Vorsicht in der Beurteilung des Problems ist auch deshalb geboten, weil ENZMANN u. HASKINS (1939) nach Behandlung von Larven mit Neutronen Fälle von „Veränderung der Halteren zu Flügelgewebe" beobachteten, also ebenfalls Phänokopien von *bithorax*-artigen Mutanten. Aus Versuchen von VILLEE mit einem *bithorax*-Allel (1945) scheint hervorzugehen, dass eine wärmebedingte Erhöhung der Expressivität bei älteren Larven am wirksamsten ist.

Nach den Feststellungen von CHEN (1929) sind bei der Mutation „*bithorax*" die dorsalen Metathorakalscheiben gegenüber normalen Larven erst im Alter von 40 Stunden merklich vergrössert. Wenn also eine zweite sensible Periode für die Modifikation bestehen würde, dann könnte diese vielleicht mit der Periode des abnorm starken Wachstums der Metathorax-Anlagen zusammenfallen. Für die Äther-Modifikation kann dagegen die Möglichkeit eines von Anfang an vergrösserten Areals der imaginalen Metathorax-Anlage oder eine Verschiebung der Wachstumsgeschwindigkeit ausgeschlossen werden. Dies natürlich unter der Voraussetzung, dass die Entwicklung der Äther-Phänokopie mit derjenigen der „*bithorax*"-Mutante gleichläuft. Die Voraussetzung kann deshalb als recht wahrscheinlich bezeichnet werden, weil für die Mutante eine ebenfalls sehr frühe (embryonale) temperatursensible Periode besteht (VILLEE 1942 *a*).

Falls tatsächlich eine Gradientenstörung die Ursache für die Abänderung des Metathorax wäre, liesse sich vermuten, dass die

---

[1] Die Evokator-Hypothese wurde von GOLDSCHMIDT anhand der Mutation „aristapedia" auf Grund einer Untersuchung von BALKASCHINA abgeleitet. Obschon sich die Darstellung des Sachverhaltes durch BALKASCHINA inzwischen als falsch herausgestellt hat (VOGT 1946) und die Hypothese GOLDSCHMIDT's somit ihre Hauptstütze verliert, bleibt letztere doch interessant als Bild einer möglicherweise im Insektenkeim realisierten entwicklungsphysiologischen Einrichtung.

Störung desselben Gradienten in stärkerem Masse, oder in umgekehrtem Sinne, oder die Änderung eines andern Gradienten, reziproke Abänderung des Mesothorax zur Folge hätte. Veränderungen am Mesothorax, die vielleicht in diesem Sinne interpretiert werden könnten, erschienen in den Äther-Versuchen nur in ganz wenigen Fällen. Es handelt sich dabei um Spaltung des Scutellum oder des ganzen dorsalen Mesothorax, Merkmale, die auch bei der Mutation „*tetraltera*“ (Goldschmidt 1940, Villee 1942 *b*) vorkommen, und die als schwächste Anzeichen der Reduktion des dorsalen Mesothorax aufgefasst werden können. Halterenähnliche Flügel waren dagegen nie zu beobachten. „*Tetraltera*“-Phänokopien sind also mit Äther kaum zu erzielen. Es könnte dies daran liegen, dass die entsprechende sensible Periode noch früher ablaufen würde, oder dass tatsächlich ein Gradient besteht, der naturgemäss durch Äther nur in einer bestimmten Richtung verschoben werden kann. Die Mutationen „*tetraltera*“ und „*tetraptera*“ zeigen auch insofern ein gegensätzliches Verhalten, als die Penetranz bei der ersteren durch tiefe, bei der letzteren darch erhöhte Temperatur heraufgesetzt werden kann (Villee 1942 *b*, Astauroff 1930).

Die Metathorax-Modifikation als Homoeose. Als Homoeosen sind nach Bateson solche Abweichungen von der Norm zu bezeichnen, bei denen ein metameres Merkmal oder ein metamerer Anhang durch solche eines andern Metamers ersetzt sind. Homoeosen sind allgemein von grossem theoretischem Interesse, insbesondere aber bei *Drosophila*, weil hier eine ganze Anzahl zum Teil phänokopierbarer homoeotischer Mutationen bekannt sind, nämlich: „*aristapedia*“ (Umwandlung der Antenne in einen Tarsus), „*bithorax*“, „*tetraptera*“ u. a., vergl. S. 674 (Umwandlung des Metathorax oder von Teilen desselben in mesothorakale Bildungen), „*tetraltera*“ (Umwandlung mesothorakaler in metathorakale Bildungen), „*proboscipedia*“ (Unwandlung von Rüsselteilen in Antennen- oder Tarsus-artige Anhänge). Ausserdem gibt es Mutationen, die eine Tarsus- oder Palpus-artige Struktur in der Gegend des Auges hervorrufen, wahrscheinlich unter teilweiser Umwandlung des Augenmaterials (ophthalmopedia).

Es besteht allgemein die Auffassung, dass Homoeose-Erscheinungen nur möglich sind auf Grund einer Homologie der abnormen und der durch diese ersetzten normalen Bildungen. Es ist daher, wie

Bridges u. Dobzhansky (1932) am Beispiel der homoeotischen Mutante „*proboscipedia*“ zeigen konnten, unter Umständen möglich, auf Grund von Homoeosen gewisse Homologiefragen abzuklären. Wie weit Homoeosen aber gerade bei den Insekten Aufschlüsse über phylogenetische Probleme geben können, ist eine andere Frage. Villee (1942 *a*, *b*) und Goldschmidt (1945 *b*) haben homoeotische Mutanten eingehend beschrieben und kommen in der theoretischen Betrachtung der Homoeose-Erscheinungen zu weitgehenden Schlüssen. So nimmt Villee, auf Grund der homoeotischen Ersetzung der Antenne durch einen Tarsus, an, dass Antenne und Tarsus homolog sind und dass die Insektenantenne also nicht eine besondere präorale Struktur darstellt. Auch das Auge ist nach Villee homolog den andern Anhängen. Goldschmidt postuliert anhand der von ihm als homoeotisch bezeichneten Mutante „*podoptera*“, bei der anstelle der Flügel gegliederte Stummel auftreten können, dass ein bestimmter Teil des Flügels einem Bein homolog sei, und kommt in stammesgeschichtlicher Hinsicht zur Annahme, dass der Flügel aus einem Parapodium entstanden sein müsse, das einen dreiteiligen beinförmigen Anhang enthielt.

Es wird also hier postuliert, dass durch Homoeose Gebilde entstehen können, die den phylogenetischen Vorstadien der betreffenden Organe morphologisch entsprechen. Dem widerspricht aber die Erfahrung, dass bei *Drosophila* und allgemein bei Insekten homoeotische Bildungen genaue Kopien „lebender“ Organe sind. Wenn zum Beispiel durch Äther der Metathorax in ein geflügeltes Segment umgewandelt wird, dann ist dieses homoeotische geflügelte Segment fast in allen Teilen eine genaue Nachbildung des Mesothorax. Es kommt also nicht zur Ausbildung eines dritten Thorakalsegmentes in der Form, wie es bei Vorfahren der Dipteren bestanden haben kann, die noch 4 Flügel besassen. Bei homoeotischer Umwandlung der Antenne entsteht ein Tarsus, der als typischer Tarsus von *Drosophila melanogaster* zu identifizieren ist. Bei Umwandlung des Rüssels entsteht ebenfalls ein typischer Tarsus, der sogar einen Geschlechtskamm tragen kann (Villee 1944).

Aus der Literatur (zahlreiche Angaben bei Bateson 1894, Przibram 1910, Cappe de Baillon 1927, Villee 1942 *a*, Goldschmidt 1945 *b*) wären verschiedene weitere Beispiele zu entnehmen.

Es kann als spontane Missbildung oder nach experimentellem Eingriff auch ein antennen- oder sogar flügelartiger Anhang anstelle

eines Auges oder eines Beines entstehen, oder ein flügelartiger Anhang statt einer Antenne, oder ein flügel- bzw. halterenartiger Anhang am Prothorax (für *Drosophila* vergl. WADDINGTON 1942, 1943 *a*, ENZMANN u. HASKINS 1938 *b*, MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925, VILLEE 1946). POISSON (1942) schildert eine Ameise mit vollkommenem, anscheinend prothorakalem Bein auf dem 5. Abdominalsegment, und erwähnt (ohne Literaturangabe) die Bildung eines Auges auf dem Thorax.

Wenn auch solche homoeotischen Gebilde oft nur sehr unvollkommene Stückwerke sind, so besteht doch kein Zweifel, dass sie potentiell im Allgemeinen genaue Kopien der entsprechenden autochthonen Organe darstellen. In diesem Sinne wäre der „*podoptera*"-Palpus eher als unvollkommen ausgebildeter Flügel zu verstehen. Wenn wirklich atypische ungegliederte oder gegliederte Palpen vorkommen, dann handelt es sich vielleicht um blosse Hautprotuberanzen, die nicht frühzeitig im Zentrum von Imaginalscheiben, sondern spät am Rande von solchen auftreten.

Es scheint, dass im Prinzip alle aus der Hypodermis hervorgehenden Imaginal-Anlagen anfänglich die Potenz zur Bildung beliebiger imaginaler Körperanhänge besitzen. In diesem Sinne wären also die embryonalen Anlagen entwicklungsphysiologisch gleichwertig. Inwieweit daraus Schlüsse auf Homologien zu ziehen sind, hängt weitgehend von der Definition des Homologie-Begriffes ab (vergl. SPEMANN 1915).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Mit einer Einrichtung, die eine genaue Dosierung ermöglicht, wurden verschiedene Entwicklungsstadien von *Drosophila melanogaster* und *D. hydei* ätherisiert.

2. Dabei entstanden neben einer Anzahl nur sporadisch auftretender Phänokopien eine sehr beschränkte Auswahl von leicht reproduzierbaren Modifikationen. Insofern wirkt der Äther spezifisch.

3. Dagegen gibt es keine phänotypische Veränderung, die nur durch Äther allein hervorgerufen werden kann. Vielmehr können wohl sämtliche Äther-Modifikationen auch durch andere Mittel erzeugt werden.

4. Die Empfindlichkeit gegenüber Äther verändert sich sehr beträchtlich im Laufe der Entwicklung. Die grössere Art *(hydei)* ist im allgemeinen empfindlicher.

5. Bei beiden untersuchten Arten lassen sich durch Ätherbehandlung die gleichen Modifikationen hervorrufen, doch ist deren Häufigkeit bei *D. hydei* im allgemeinen viel geringer als bei *D. melanogaster*.

6. Auffallend selten waren Modifikationen des Kopfes. Veränderung der Augenfarbe wurde nur in einem Fall beobachtet. Verhältnismässig häufig erschienen folgende Veränderungen: terminale (vorwiegend ventrale) Störungen des Abdomens, Fehlen des Afters und der Geschlechtsorgane, nach Behandlung von Puppen und Vorpuppen. Abnormes Abdomen (hauptsächlich Störungen der Tergite), verkrümmte Beine, besonders nach Behandlung von Eiern. Metathorax-Modifikationen, nach Behandlung von Eiern. In keinem Fall konnte eine hundertprozentige Modifikationsrate erzielt werden.

7. Eine sicher festzulegende relativ kurze sensible Periode konnte nur für zwei Modifikationstypen gefunden werden: *a*) für die Phänokopie der Letalmutante „*cryptocephal*" (sensible Periode ca. 5.—10. Stunde des Vorpuppenstadiums), *b*) für die als „Metathorax-Modifikation" besprochene Phänokopie der Mutanten „*tetraptera*", „*bithoraxoid*", „*bithorax*" und weiterer Allele (sensible Periode 1.—4. Stunde der Embryonalentwicklung).

8. Die Metathorax-Modifikationen wurden eingehender untersucht. Es handelt sich um die Umwandlung des Metathorax in ein Mesothorax-ähnliches Segment. In extremen Fällen entsteht eine fast genaue Nachbildung des Mesothorax; eigenartigerweise bleiben jedoch gewisse Merkmale des dritten Beinpaares, sowie die Muskulatur, metathorakal. Die *bithorax*-artigen Phänokopien stimmen in allen Einzelheiten genau mit den entsprechenden Mutanten überein, soweit diese beschrieben worden sind *(bithorax, tetraptera)*.

9. Im Gegensatz zu dem Befund von ASTAUROFF, der bei „*tetraptera*" keine links-rechts-Korrelation fand, besteht bei der Phänokopie starke positive Korrelation. Eine Erklärung dieses verschiedenen Verhaltens wird versucht.

10. Die *bithorax*-artigen Modifikationen lassen sich leicht (bis gegen 50%) mit Äther hervorrufen, dagegen überhaupt nicht mit Chloroform und mit Blausäure (HCN).

11. Eine Interpretation der *bithorax*-artigen Metathorax-Veränderung wird versucht, und zwar auf Grund der Hypothese, dass primär nicht die noch unsichtbare Embryonalanlage verändert wird, sondern ein diffundierender Determinationsstoff oder ein Gradientengefälle beeinflusst wird.

12. Die bisherigen Ergebnisse und die theoretische Bedeutung von Phänokopie-Versuchen werden diskutiert.

13. Die Metathorax-Modifikationen sind als homoeotische Veränderungen und als Phänokopien homoeotischer Mutanten zu bezeichnen. Im Zusammenhang damit wird das Phänomen der Homoeose kurz besprochen.

LITERATURVERZEICHNIS

1929. Astauroff, B. L. *Studien über die erbliche Veränderung der Halteren bei Drosophila melanogaster Schin.* Arch. Entw. mech. 115.

1930. —— *Analyse der erblichen Störungsfälle der bilateralen Symmetrie im Zusammenhang mit der selbständigen Variabilität ähnlicher Strukturen.* Z. ind. Abst. Vererb. lehre 55.

1894. Bateson, W. *Materials for the study of variation treated with especial regard to discontinuity in the origin of species.* London.

1942. Blanc, R. und Braun, W. *Phenocopies and x radiation in Drosophila melanogaster.* Univ. of California Publ. in Zoology 49.

1942. —— und Villee, C. A. *The effect of x radiation upon bristle pattern in Drosophila melanogaster.* Univ. of California Publ. in Zoology 49.

1940. Bodenstein, G. *Die Auslösung von Modifikationen und Mutationen bei Musca domestica.* Arch. Entw. mech. 140.

1923. Bridges, C. B., und T. H. Morgan, *The third-chromosome group of mutant characters of Drosophila melanogaster.* Carnegie Inst. Washington, Publ. 327.

1932. —— und Dobzhansky, Th. *The mutant "proboscipedia" in Drosophila melanogaster.* A case of hereditary homöosis. Arch. Entw. mech. 127.

1938. Buchmann, W. und N. W. Timoféeff-Ressovsky, *Über die Wirkung der Temperatur auf den Mutationsprozess bei Drosophila melanogaster. V. Nichterbliche Modifikationen, ausgelöst durch Temperaturschocks in verschiedenen Entwicklungsstadien.* Z. ind. Abst.-Vererb. lehre 74.

1927. Cappe de Baillon, P. *Recherches sur la tératologie des insectes.* Paris, Paul Lechevalier.

1929. Chen, Tse-Yin. *On the development of imaginal buds in normal and mutant Drosophila melanogaster.* J. Morphol. 47.

1940. Child, G. P., Blanc, R. und H. H. Plough, *Somatic effects of temperature on development in Drosophila melanogaster. I. Phenocopies and reversal of dominance.* Physiol. Zool. 13.

1899. Dareste, C. *Recherches sur la production artificielle de monstruosités ou essais de tératogenie expérimentale.* Paris, Reinwald.

1938. D. I. S. *Drosophila information service.* Carnegie Inst. Washington. Cold Spring Harbor.

1939. Eloff, G. *The effect of ultra-violet radiation on crossing-over and on wing development in Drosophila melanogaster.* Genetica 21.

1938. Enzmann, E. V. und C. P. Haskins. *Morphogenesis studies by means of x-rays.* II. *Note on an inherited cuticular tumor in Drosophila.* Arch. Entw. mech. 138.

1939. —— —— *Note on modifications in the morphogenesis of Drosophila melanogaster occuring under neutron bombardment.* Amer. Naturalist 73.

1939. Epsteins, F. F. *Über Modifikationen (Phaenokopien) der Flügelform nach Bestrahlung mit U. V. Licht bei Drosophila.* Genetica 21.

1936. Friesen, H. *Röntgenmorphosen bei Drosophila.* Arch. Entw. mech. 134.

1939. Gershenson, S. *Induction of directed mutations in Drosophila.* C. R. (Doklady) Acad. Sci. U.R.S.S., n. s. 25.

1944. Glass, B. *The effect of x-rays upon the action of a specific gene in Drosophila melanogaster.* Genetics 29.

1944. Gloor, H. *Phänokopie einer Letalmutante (crc) von Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 51.

1945. —— *Zur Entwicklungsphysiologie und Genetik des Letalfaktors crc bei Drosophila melanogaster.* Arch. Jul. Klaus-Stift. 20.

1946. —— *Die experimentelle Erzeugung von homoeotischen Modifikationen im Metathorax der Drosophila melanogaster.* Arch. Jul. Klaus-Stift, 21.

1926. Geigy, R. *Une anomalie non-héréditaire provoquée par les rayons ultra-violets chez la Drosophile.* C. R. Séances Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève 43.

1931. —— *Erzeugung rein imaginaler Defekte durch ultraviolette Eibestrahlung bei Drosophila melanogaster.* Arch. Entw. mech. 125.

1920. Goldschmidt, R. *Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung.* Berlin, J. Springer.

1929. —— *Experimentelle Mutation und das Problem der sogenannten Parallelinduktion. Versuche an Drosophila.* Biol. Zbl. 49.

1935. GOLDSCHMIDT, R. *Gen und Aussengemeinschaft.* I. Zeitschr. ind. Abst.-Vererb. lehre 69.
1940. —— *The material basis of evolution.* New Haven Yale Univ. Press.
1945*a*. —— *Additional data on phenocopies and genic action.* J. exp. Zool. 100.
1945*b*. —— *The structure of podoptera, a homoeotic mutant of Drosophila melanogaster.* J. Morphol. 77.
1934. GOTTSCHEWSKY, G. *Untersuchungen an Drosophila melanogaster über die Umstimmbarkeit des Phänotypus und Genotypus durch Temperatureinflüsse.* Z. ind. Abst.-Vererb. lehre 67.
1939. GRATZIANSKY, W. I. *Effect of x ray upon different larval stages of Drosophila melanogaster and phenocopy frequency.* C. R. (Doklady) Acad. Sci. U.R.S.S., n. s. 25.
1943. GRÜNEBERG, H. *The genetics of the mouse.* Cambridge Univ. Press.
1929. GUYÉNOT, E. *Le mécanisme de l'évolution et l'expérience.* In: CAULLERY, Maurice, GUYÉNOT et RIVET: *L'évolution en biologie.* Paris. La renaissance du livre.
1942. HADORN, E. und H. ZELLER. *Fertilitätsstudien an Drosophila melanogaster.* I. *Untersuchungen zum altersbedingten Fertilitätsabfall.* Arch. Entw. mech. 142.
1943. —— und H. GLOOR. *Cryptocephal, ein spät wirkender Letalfaktor bei Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool., 50.
1945. HALDANE, J. B. S. *Absence of male genitalia.* Drosophila information service 19.
1937. HASKINS, C. P. und E. V. ENZMANN. *Modifications of the compound eye of Drosophila melanogaster arising under x-irradiation.* Amer. Naturalist 71.
1941. HENKE, K., E. v. FINCK und SUNG-YÜN MA. *Über sensible Perioden für die Auslösung von Hitzemodifikationen bei Drosophila und die Beziehungen zwischen Modifikationen und Mutationen.* Z. ind. Abst. Vererb. lehre 79.
1946. HENKE, K. und H. MAAS. *Ueber sensible Perioden der allgemeinen Körpergliederung bei Drosophila* .Nachr. Akad. Wissensch. Göttingen.
1915. HOGE, M. A. *The influence of temperature on the development of a mendelian character.* J. exp. Zool. 18.
1930. JOLLOS, V. *Studien zum Evolutionsproblem.* I. *Über die experimentelle Hervorrufung und Steigerung von Mutationen bei Drosophila melanogaster.* Biol. Zbl. 50.
1933. —— *Die Übereinstimmung der bei Drosophila melanogaster nach Hitzeeinwirkung entstehenden Modifikationen und Mutationen.* Naturw. Berlin 21.
1934. —— *Inherited changes produced by heat-treatment in Drosophila melanogaster.* Genetica 16.

1945. LEES, A. D. und L. E. R. PICKEN. *Shape in relation to fine structure in the bristles of Drosophila melanogaster.* Proc. R. Soc. Ser. B. 132.

1945. LINDER, A. *Statistische Methoden für Naturwissenschafter, Mediziner und Ingenieure.* Basel, E. Birkhäuser.

1939. LOBASHOV, M. E. und V. P. SOLODOVNIKOV. *Roentgenmorphoses in Drosophila melanogaster as dependent on temperature of development.* C. R. (Doklady) Acad. Sci. U. R. S. S., n. s. 23.

1925. MORGAN, T. H., C. B. BRIDGES und A. H. STURTEVANT. *The genetics of Drosophila.* Bibliographia genetica II.

1948. NIGGLI, H. *Mutationsversuche mit Chemikalien an Drosophila melanogaster.* II. *Wirkung von Phenol bei Behandlung von Larvenovarien in vitro sowie nach Verfütterung und Eibehandlung.* Genetica 24.

1935. PLOUGH, H. H. und P. T. IVES. *Induction of mutations by high temperature in Drosophila.* Genetics 20.

1942. POISSON, R. *Contribution à la tératologie des insectes. Sur un individu anormal de Myrmecina graminicola Latreille (Hyménoptère Formicidé, Myrmiciné), porteur d'une patte surnuméraire à l'extrémité de l'abdomen.* Bull. Biol. France et Belgique 76.

1937. POULSON, D. F. *The embryonic development of Drosophila melanogaster.* Paris, Hermann & Cie.

1910. PRZIBRAM, H. *Die Homoeosis bei Arthropoden.* Arch. Entw. mech. 29.

1939. RAPOPORT, J. A. *Specific morphoses in Drosophila induced by chemical compounds.* Bull. biol. et méd. expér. U. R. S. S. 7.

1940*a*. —— *On substances which disturb the symmetry in the organism.* C. R. Acad. Sci. U. R. S. S., n. s. 27.

1940*b*. —— *Influence of thymonucleic and nucleic acids and of some of their components on mutations.* C. R. Acad. Sci. U. R. S. S., n. s. 27.

1945. REIFF, M. *Fertilitätsstudien an Drosophila melanogaster.* II. *Fertilitätstypen bei Selektionsstämmen, ihr Verhalten bei Kreuzungen und Transplantationsversuchen.* Rev. suisse de Zool. 52.

1936. ROBERTSON, Ch. W. *The metamorphosis of Drosophila melanogaster, including an accurately timed account of the principal morphological changes.* J. Morphol. 59.

1936. SEIDEL, F. *Entwicklungsphysiologie des Insekten-Keims.* Verh. d. Deutschen Zoöl. Ges. 1936.

1942. SISMANIDIS, A. *Selection for an almost invariable character in Drosophila.* J. Genetics 44.

1940. SPARROW, A. H. und S. C. REED. *The "extra-bristle" complex in Drosophila melanogaster and its reaction with scute*[8]. J. Genetics 39.

1915. SPEMANN, H. *Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie.* In: die *Kultur der Gegenwart: Allgemeine Biologie.* Leipzig und Berlin, B. G. Teubner.

1940. Stern, C. *The prospective significance of imaginal discs in Drosophila.* J. Morphol. 67.

1943. Sung-Yün Ma. *Experimentelle Untersuchungen über Hitzemodifikationen des Flügels von Drosophila melanogaster.* Arch. Entw. mech. 142.

1898. Standfuss, M. *Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren.* Denkschr. d. Schweiz. Naturforschenden Ges., 36.

1907. Stockard, C. R. *The artificial production of a single median cyclopean eye in the fish embryo by means of sea water solutions of magnesium chloride.* Arch. Entw. mech. 23.

1926. Timoféeff-Ressovsky, H. A. und N. W. *Ueber das phänotypische Manifestieren des Genotypus. II. Über idio-somatische Variationsgruppen bei Drosophila funebris.* Arch. Entw. mech. 108.

1906. Tower, W. L. *An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus Leptinotarsa.* Carnegie Inst. Washington.

1922. Vavilov, N. I. *The law of homologous series in variation.* J. Genetics 12.

1924*a*. Villee, C. A. *The phenomenon of homoeosis.* Amer. Naturalist 76.

1942*b*. —— *A study of hereditary homoeosis: the mutant tetraltera in Drosophila melanogaster.* Univ. of California. Publ. Zool. 49.

1944. —— *Phenogenetic studies of the homoeotic mutants of Drosophila melanogaster. II. The effects of temperature on the expression of proboscipedia.* J. exp. Zool. 96.

1945. —— *Phenogenetic studies of the homoeotic mutants of Drosophila melanogaster. III. The effects of temperature on the expression of bithorax — 34 e.* Amer. Naturalist 79.

1946. —— *Some effects of x-rays on development in Drosophila.* J. exp. Zool. 101.

1944. Vogt, M. *Zur hormonalen Förderung "imaginaler Differenzierungsprozesse" bei Drosophila.* Naturw. Berlin 32.

1946. —— *Neuer Beitrag zur Determination der Imaginalscheiben bei Drosophila.* Experientia 2.

1942*a*. Waddington, C. H. *Growth and determination in the development of Drosophila.* Nature, London, 149.

1942*b*. —— *Some developmental effects of x-rays in Drosophila.* J. exp. Biol. Edinburgh 19.

1943*a*. —— *The development of some "leg genes" in Drosophila.* J. Genetics 45.

1943*b*. —— *The structure and development of four mutant eyes in Drosophila.* J. Genetics 45.

1943. Zalokar, M. *L'ablation des disques imaginaux chez la larve de Drosophile.* Rev. suisse Zool., 50.

Tome 54, nº 28 — Décembre 1947

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern

Regenerationshemmung und Auslösung epithelialer Wucherungen durch Colchicin am Schwanz von Rana-Larven

von

Wilhelm BERNHARD

Mit Tafel 1, 5 Tabellen und 15 Textabbildungen.

INHALTSANGABE

I. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Die durch den Belgier Dustin seit dem Jahre 1929 in die Zellforschung eingeführten karyoklastischen (kernzerstörenden) und mitosehemmenden Substanzen beanspruchen besonders im Hinblick auf eine einmal mögliche Krebstherapie ein immer grösseres Interesse. Sie sind seither von vielen Autoren nach ihrer spezifischen Wirksamkeit auf den Ablauf der Mitose tierischer und pflanzlicher Objekte untersucht worden. Die dabei erzielten Resultate interessieren gleichermassen *Cytologie* (Bucher, Brues, Woker u. a), experimentelle *Genetik* (Blakeslee a. Avery) und *Pathologie* (Dustin, Ludford u. a) und eröffnen der Forschung neue Wege.

Von den ursprünglich verwendeten Antimitotica, der As-Verbindung Na-Kakodylat, den Farbstoffen Trypan- und Isaminblau, dem Acridinabkömmling Trypaflavin hat sich das im Jahre 1935 vom Dustinschüler Lits eingeführte *Colchicin* als besonders wirksam erwiesen. So wurden denn Versuche unternommen, seine Strukturformel abzuändern und die entstehenden Derivate nach ihrer karyoklastischen Wirksamkeit zu prüfen (Brues, Lettre, Meyer). Die Suche nach weiteren antimitotischen Stoffen führte auf die *Chinone*, die sich zum Teil als gut wirksame Antimitotica erwiesen. (Lehmann 1942, Huber 1945, 1947.) Ihre Überprüfung erfolgte an einem von Lehmann neu eingeführten Testobjekt, dem Ei des Oligochäten *Tubifex*, aber auch an Gewebskulturen. (Meier und Allgoewer.)

Die Befunde regten dazu an, die Antimitotica auch am regenerierenden Kaulquappenschwanz zu prüfen, da dort eine besonders starke Zellvermehrung auftritt. In der Tat erfolgte eine weitgehende Hemmung oder Unterdrückung der Regeneration nach Colchicinbehandlung (Lehmann, Bernhard, Hadorn und Luescher 1945). Eine genauere Analyse dieses Vorganges wurde an zwei verschiedenen Versuchsobjekten durchgeführt. Während Luescher die Regenerationshemmung insbesonders auch histologisch und cytologisch am Schwanz der *Xenopus*larve beobachtete, wurde mir von Herrn Prof. F. E. Lehmann [1] die Kaulquappe von *Rana temporaria* als Versuchsobjekt vorgeschlagen. Im Laufe der Untersuchung waren zwei Aufgaben zu lösen: 1. Die Verfolgung der colchicinbedingten Regenerationshemmung in ihrer Abhängigkeit von Konzentrationsbereich und Behandlungsdauer. 2. Die Analyse eigenartiger atypischer Epithelwucherungen, die unerwartet an der Amputationsfläche colchicinbehandelter *Rana*larven erschienen.

II. MATERIAL UND METHODIK

Im Frühjahr 1944 und 1945 wurden jeweils in der Nähe von Bern gefundene Laichballen von *Rana temporaria* in Mauer- oder Glasaquarien des Instituts gebracht und dort bei gleichbleibender Temperatur (10-13° C) ihrer langsamen Weiterentwicklung überlassen.

Die beobachteten Individuen, im ganzen ca. 2200, umfassten alle Entwicklungsstadien vom Verlust der äussern Kiemen bis und mit eingetretener Metamorphose. Die in Behandlung stehenden Tiere einer Versuchsserie waren jedoch stets gleichaltrig und entstammten demselben Laich. Im August 1945 wurde noch eine Sendung von Kaulquappen aus Tümpeln einer hohen Alp im Gotthardgebiet untersucht. Zu einigen Experimenten dienten als Vergleichsobjekte auch noch *Bombinator*-Larven.

Die Tiere kamen zur Narkose kurz in M. S. 222 (Sandoz) 1 : 7000.

[1] Hiermit möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. F. E. Lehmann für seine vielen Anregungen und Hinweise sowie besonders für die grossen Erleichterungen, die er mir in der Anfertigung mikroskopischer Präparate gewährte, herzlich danken.

Ebenso danke ich Herrn Prof. F. Baltzer für sein Interesse an meinen Versuchen, Herrn Prof. E. Hintzsche für seine Anregung zu den Kernstudien, sowie Herrn Dr. Luescher und besonders Dr. Rosin, der mir als Arbeitskamerad immer wieder mit Rat und Tat zur Seite stand.

Darauf wurde ihre Schwanzspitze in einer Länge von 2—4 mm, je nach der Gesamtgrösse des Exemplars, entfernt. Nachher gelangten je 3—5 der Operierten in gläserne Halbrundschalen mit 12—15 cc Colchicinlösung, welche alle 2 Tage erneuert wurde. Dabei erfolgte gleichzeitig die Fütterung mit Nesselpulver (GASCHE 1943). Die Entwicklung der Versuchsobjekte wurde mehrmals in der Woche oder täglich am narkotisierten Tier verfolgt und auffällige Erscheinungen festgehalten. Die verschiedenen Individuen einer Versuchsgruppe konnten im allgemeinen leicht voneinander unterschieden werden. Dies geschah durch die regelmässige Kontrolle der Gesamt- und Regeneratslänge, wobei sie von Anfang an in ersterer um Millimeter differierten, was die Klassifizierung erleichterte. Mit der zunehmenden Entwicklung des Regenerats ergaben sich dazu die entsprechenden individuellen Eigenheiten, sodass Verwechslungen während des laufenden Versuchs sehr unwahrscheinlich waren. In der Zwischenzeit blieben die Kaulquappen in Dunkelheit in einem Thermostaten mit einer Temperatur von 18° C.

Zur histologischen Verarbeitung wurden die ausgewählten Objekte in *Bouin* fixiert, darauf in toto mit *Hämalaun* oder nach *Feulgen* gefärbt. Die Herstellung der Schnittpräparate (Schnittdicke 10 μ) erfolgte nach der üblichen Methode.

Zu den Colchicinversuchen wurde *Colchicinum purissimum crist. Ph. H. V* (Siegfried) verwendet. Die im Dunkeln und bei Zimmertemperatur aufbewahrten Stammlösungen von 1 : 500 und 1 : 1000 haben, wie Kontrollversuche mehrmals bewiesen, während eines Jahres ihre biologische Wirksamkeit nicht eingebüsst. (Siehe auch Angaben über Zersetzung des Alkaloids durch Licht und Wärme bei LETTRE, LITS, RIES).

III. DIE NORMALE REGENERATION

Die beobachteten Ergebnisse stammen von Larven aller Entwicklungsstadien, hauptsächlich aber von solchen aus der 4. bis 10. Lebenswoche, die als Kontrollen in reinem Brunnenwasser aufgezogen wurden. Innerhalb dieses Intervalls zeigten sie einen annähernd gleichen Regenerationsablauf, der als Vergleich für die colchicinbedingte Regenerationshemmung dienen soll und deshalb hier näher beschrieben wird. Auf die etwas abweichende Regeneratsbildung bei sehr jungen Individuen und solchen, die vor der Metamorphose standen, wird zuletzt eingegangen.

1. *Die Amputation.*

Sie wird, wenn sie im hintern Viertel des Schwanzes stattfindet, ohne weiteres gut ertragen. Der Blutverlust ist meist gering, da die angeschnittenen Gefässe rasch thrombosieren. Die Lage des Schnittes

hatte innerhalb der variierten Grenzen (1 mm vor oder hinter dem Normalschnitt) keinen Einfluss auf die Regeneration (Abb. 1). Sass sie allzuweit vorn, in der Nähe der Schwanzmitte, stieg die Mortalität stark an. Überlebende regenerierten jedoch besonders kräftig und ergänzten entsprechend dem grössern Gewebsverlust in derselben Zeit mehr Schwanzfläche als diejenigen Exemplare, deren Spitze nur um 1—2 mm reseziert wurde. LUESCHER hat an *Xenopus* genauere Messungen angestellt und das Resultat bestätigt.

2. *Die Regeneration.*

Die Beobachtung des Schwanzstumpfes ergibt nach einem Tag eine vollständige Epithelisierung der Wunde. Unweit des Schnittrandes sind thrombosierte Venen und Arterien zu sehen. Oft erscheinen auch die benachbarten Pigmentzellen der Epidermis geschädigt, gehen in Pyknose über und lösen sich auf. Am 2. Tag quillt die Chorda in der Wundmitte etwas vor, ebenso werden die äussersten Partien des Flossensaums nach hinten gedrängt. Es ist noch keine messbare Ersetzung des Gewebes zu erkennen. Hingegen zeigen sich oft am Wundrand vereinzelte kleine Läppchen proliferierenden Epithels mit normaler Histologie. Manchmal bleiben sie längere Zeit isoliert und wachsen für sich weiter, häufiger aber verbinden sie sich mit benachbarten vorspringenden Epithelzäpfchen zu einem grösseren Gewebsverband, in welchen sich nun auch ein Mesenchymnetz hineindrängt. Das Wachstum ist am intensivsten über dem Chorda-Neuralrohr-Muskelstrang. So zeichnet sich hier allmählich ein Regenerationskegel ab, der über den 3. bis 6. Tag zunehmend an Länge gewinnt und so die Form der ursprünglichen Schwanzspitze wiederfindet. Die seit dem 3. oder 4. Tag einsprossenden Gefässe haben inzwischen das ganze Gewebe vollständig vaskularisiert.



ABB. 1.
Lage des Amputationsschnittes im Schwanz einer Kaulquappe des meist verwendeten Stadiums.

Gleichzeitigt beginnt auch das Einwachsen der Chorda und des Neuralrohres, manchmal miteinander, letzteres auch etwas verspätet. Die Chorda ist oft trotz senkrechtem Schnitt von der ursprünglichen Richtung leicht abgeknickt, viel dünner und weist

Verbiegungen nach dorsal oder ventral auf. So kann der auffällige Übergang leicht als Messpunkt für die Bestimmung der Regeneratlänge dienen, da er erst später, nach dem 8. Tag, ausgeglichen und durch das nun einsetzende Myotomwachstum überdeckt wird. Damit ist die Wiederherstellung des Schwanzes im Wesentlichen vollendet. Über diesen Zeitpunkt hinaus ist aber die neue Spitze immer noch daran erkennbar, dass sie gegenüber dem alten Stumpf oft nur vereinzelte aus diesem eingewanderte Pigmentzellen enthält (Abb. 4 *c*).

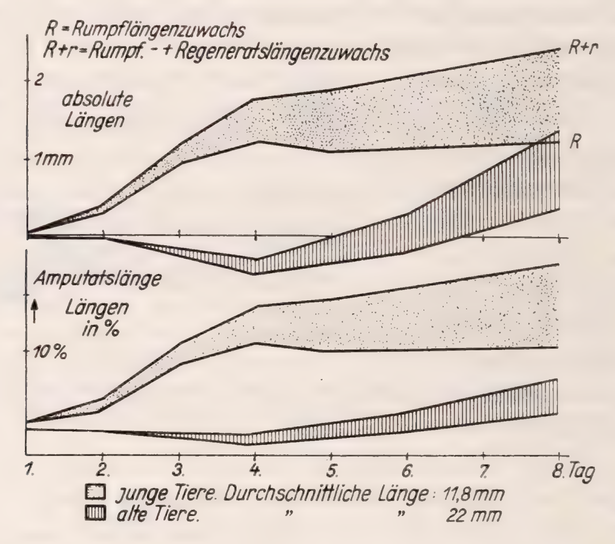


Abb. 2.

Regenerationskurven, berechnet nach dem durchschnittlichen Verhalten von je 4 jungen und 4 alten Tieren. Werden die Daten als Prozente der Ausgangslänge dargestellt, so wird die grosse regeneratorische Intensität des jungen Körpers gegenüber dem alten besonders deutlich.

3. *Die Abhängigkeit vom Alter.*

Tiere, die eben erst ihre äussern Kiemen verlieren und eine Länge von 8—12 mm aufweisen, wachsen in den folgenden zwei Wochen noch sehr stark. So weichen auch die Regenerationskurven von denjenigen der ältern Larven ab. Die Bildung des Blastems setzt viel früher ein, schon am 1. Tage. Am 2. ist bereits ein messbarer Gewebskegel vorhanden, in 5—6 Tagen scheint der Schwanz ganz restituiert zu sein. (Siehe Abb. 2.)

Bei Larven, die vor der Metamorphose stehen, ist das Wachstum fast vollständig aufgehoben. Eine leichte initiale Schrumpfung des Körpers nach der Amputation wird häufig gesehen. Die Neubildung

des Schwanzes beginnt gegenüber Tieren mittleren Alters nochmals um einen halben bis ganzen Tag später. (Abb. 2.) Erstaunlicherweise erfolgt sie aber bis unmittelbar zum Ende des Larvenstadiums: Sie hört bei den meisten Individuen erst mit dem Hervortreten der Vorderbeine und dem einsetzenden Abbau des Schwanzes auf. Dabei ist zu erwähnen, dass die amputierten Hinterbeine schon bedeutend früher nicht mehr regenerieren (Polezajew).

Das Regenerat zeigt oft eine bemerkenswerte Resistenz gegenüber der durch sehr starke Vaskularisation beschleunigten Histolyse des Stumpfes. Dieser kann sich schon verkürzen und einschmelzen, während

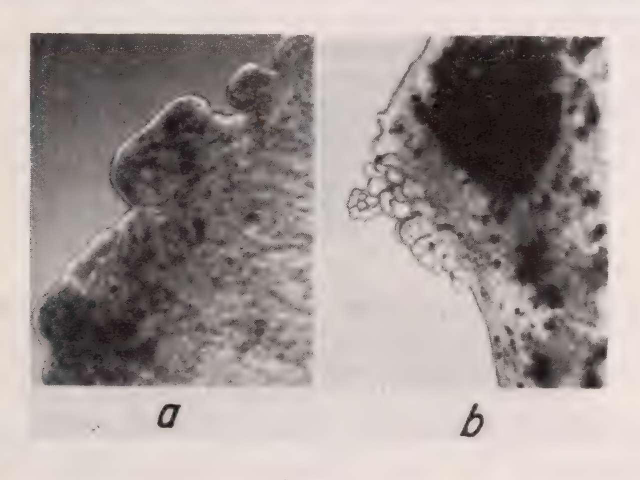


Abb. 3.

a) Aussprossendes Epithel mit normalem histologischen Befund.
b) Flossensaum eines andern Tieres mit kugeligen Zellträubchen.
Verg. 10 × 8.

das neugebildete Gewebe der Spitze manchmal noch über mehrere Stunden wenig durchblutet wird und die erreichte Länge beibehält.

4. *Abweichende Besonderheiten.*

Hie und da kann eine Wachstumshemmung von bis zu 50% gegenüber der Normallänge eines Regenerats auftreten. Meistens handelt es sich dabei um schwache prämorbide Tiere, evt. auch um solche, die sonst unter ungünstigen Bedingungen lebten.

Die Epithelläppchen, welche meistens vom normalen Gewebe gebildet werden (Abb. 3 *a*), können zuweilen an ihrer Spitze andersgeartete, grössere, kugelige Zellen aufweisen, die sich manchmal vom Zellverband einzeln oder in Träubchen loslösen. Diese Störung ist normalerweise sehr selten, bei der später zu beschreibenden Colchicinbehandlung viel häufiger und kann dort direkt Ausgangspunkt zu einer

„kleinen Wucherung" werden. (Abb. 3 *b*.) In allen Fällen bleibt die Grösse dieser Läppchen beschränkt. Sie überschreiten die Länge von 0,1 mm nicht und gehen bald im Gewebsganzen auf.

Ganz selten kommt es wie bei den Colchicinversuchen zu einer abweichenden Form der neuen Schwanzspitze. So kann sie in der Mitte oder seitlich aufgespalten sein. (Abb. 6 *a*.) Oder aber es zeigt sich bloss, was ziemlich häufig ist, am hintersten Ende eine Neigung zur Auflockerung des Zellverbandes, kenntlich am vermehrten Auftreten der beschriebenen kugeligen Epithelzellen. Die Flossensaumspitze zeigt dann ein „unruhiges", ausgezacktes Profil. Von 90 amputierten, unbehandelten Kontrolltieren wiesen 8 diese Störung auf. Eine Zunahme mit fortschreitendem Alter konnte nicht festgestell werden.

Zuweilen tritt eine Verzögerung des Chordawachstums gegenüber der normalen Längenzunahme des Regenerats ein. Ihr vollständiges Fehlen im neuen Gewebe wurde nie beobachtet. Sie kann hie und da zuhinterst in 2 Stränge aufgespalten sein, eine Erscheinung, die auch bei der primären Schwanzbildung festgestellt wurde.

IV. COLCHICIN UND DIE REGENERATIONSHEMMUNG

A. Die verschiedenen Störungstypen.

Da die normale Schwanzregeneration von *Rana* relativ schnell und gleichmässig bei guter Beobachtungsmöglichkeit verläuft, schien sie zur Prüfung antimitotischer Stoffe besonders geeignet zu sein. Nachdem Lehmann und Hadorn bereits den Beweis erbracht hatten, dass *Colchicin* an diesem Objekt das Auswachsen der neuen Schwanzspitze unterdrücken konnte, sollte dieser Vorgang mit weiteren Versuchen näher studiert werden.

Im Verlaufe der geübten Behandlungsverfahren traten immer wieder die gleichen typischen Störungen der Regeneration auf, die hier in der Reihenfolge von den schwersten zu den leichteren Graden nun zunächst beschrieben werden, um eine Klassifizierung des Versuchsmaterials zu ermöglichen. Dabei wird die ganze äusserlich sichtbare Reaktionsbreite erfasst.

1. *Das Absterben der Tiere vor Ablauf der Beobachtungsperiode.*

In hochkonzentrierten Colchicinlösungen ging jeweils ein grosser Prozentsatz der Tiere zugrunde. Dabei wurde unterschieden zwischen solchen Larven, die innerhalb der 3 ersten Tage abstarben

und denjenigen, welche erst nach grösserer Latenz (bis zum 8. Tage) eingingen. Diese 2. Gruppe ist nach Tab. 1 viel grösser als die erste. Auch eine schwere Colchicin-Vergiftung der *Rana*-Larven wirkt sich demnach meist erst nach mehreren Tagen aus. Tiere, welche in den ersten 72 Stunden starben, wurden in den übrigen Kolonnen von Tab. 1 und 2 nicht weiter aufgeführt, wohl aber die zwischen dem 3. und 8. Tag getöteten, je nachdem, ob sie totale oder partielle Hemmung oder Atypien ihres Schwanzregenerates aufwiesen; denn bei vitalgeschädigten Individuen unter-



ABB. 4.

Hemmung der Regeneration nach 8-tägiger Colchicin-Dauerbehandlung.
a) Vollständiger Wachstumsstop mit Epithelläppchen in einer Lösung von 1 : 50 000.
b) Starke partielle Hemmung in einer Lösung von 1 : 100 000.
c) Normales Regenerat eines gleichaltrigen Kontrolltieres.

blieb zwar meistens jegliche Regeneration, jedoch konnte seltener auch ein beträchtliches Blastem vor dem Tode noch gebildet werden.

2. *Die totale Hemmung des Regenerats.*

Zu dieser Kategorie wurden alle Tiere gerechnet, deren Schwanzneubildung infolge Colchicin-Wirkung innerhalb der Versuchszeit von 8 Tagen vollständig unterblieb. Sie entspricht dem Typus III von LUESCHERS *Xenopus*-Versuchen (LEHMANN, BERNHARD, HADORN, LUESCHER). Ebenso wurden diejenigen Exemplare dazu gezählt, welche nach 8 Tagen nicht mehr als bis zu 0,2 mm regeneriert hatten. Da das Wachstum auf dieser Stufe lange stehen blieb, und ferner das kleine Blastem nur aus Epithelläppchen, fast ohne Mesenchymbeteiligung bestand, schien dies berechtigt zu sein.

In Abb. 4 *a* ist das am Wiederauswachsen total verhinderte Schwanzende eines behandelten Tieres zu sehen.

3. *Die verlangsamte Regeneration.*

Ein geringerer Grad der Colchicin-Wirkung wurde in der bloss teilweisen Reduktion der Regeneratslänge gefunden. Er entspricht dem Typus I LUESCHERS (Abb. 4 *b*).

Nun schwankten aber die Längen der Kontrollen schon zwischen 70—130% der Norm, bloss seltene Ausnahmen blieben bis zu 50%

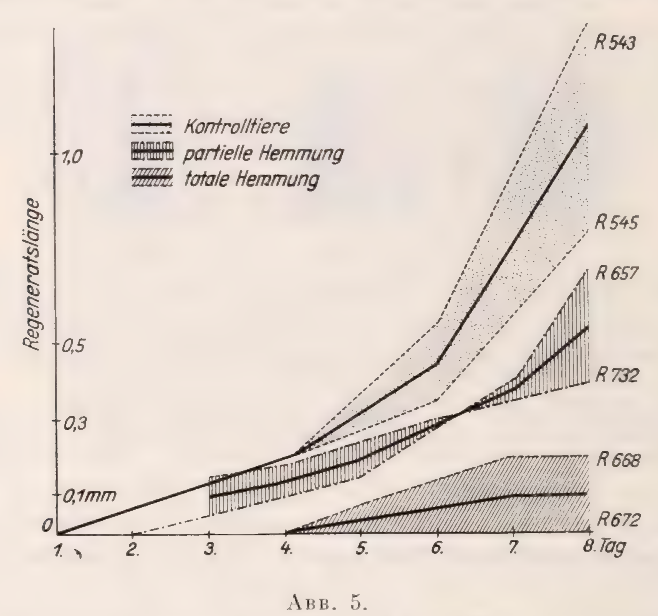


ABB. 5.
Regeneratswachstum zweier Kontrollen und bei 4 Tieren in einer Colchicinlösung von 1 : 70 000. Die gestrichelten Kurven stellen den tatsächlichen individuellen Verlauf, die ausgezogenen den Mittelwert dar.

zurück (siehe Normalentwicklung). So wurde ein Ersatz von bis zu 70% der Ursprungslänge als behandlungsbedingt angesehen.

Abb. 5 zeigt als Beispiel das Verhalten von 4 Tieren in einer Lösung von Colchicin 1 : 70 000 sowie das gleichzeitige Wachstum zweier Kontrollen. Das Zurückbleiben der Spitzenlänge macht sich wie bei *Xenopus* meist schon am 2. bis 3. Tage bemerkbar. Es bildet sich kein Regeneratskegel, während dieser bei den unbetroffenen Tieren nun eben messbar wird. Erst ein bis zwei Tage

später erfolgt das Aussprießen der neuen Spitze. Sie bleibt meist während der ganzen Dauer der Beobachtungszeit zurück, kann aber schon vorher die Normallänge der Kontrollen durch ein kompensierendes Wachstum erreichen. Diese Fälle sind auf Tab. 1 und 2 nicht aufgeführt.

4. *Atypien.*

Zu dieser Form von Regenerationsstörungen sollen diejenigen Schwanzneubildungen gerechnet werden, deren Regenerat atypisch geformt war, aber deren Gewebe dabei eine normale histologische Struktur aufwies. Es waren dies fast ausnahmslos Störungen wie diejenige von Abb. 6 *a*. Meist kam es dabei zur Aufspaltung und asymetrischen Gabelung der Spitze. Oft wurde dazu die gleiche Schwanzlänge wie bei den Kontrollen erreicht, manchmal blieb sie etwas zurück. Diese abweichenden Formen des neuen Regenerats

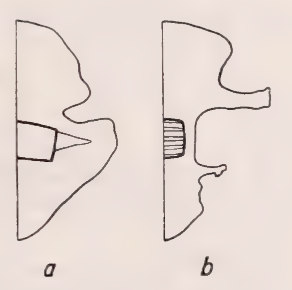


Abb. 6.

Atypische Regeneratsformen bei der Colchicin-Dauerbehandlung.

a) Häufigste Formstörung bei erhaltener Normallänge.

b) Seltene Atypie mit Totalstop über dem Hauptwachstumsgebiet der Chorda und Durchbruch zweier Gewebszapfen mit normaler Histologie an Randpartien.

sind vielleicht als Vorstufe zu den anderen Abnormitäten anzusehen (siehe unten). Im Zusammenhang damit seien hier die Versuche von Keppel und Dawson sowie von Wolsky erwähnt, die bei *Rana* als Colchicinstörung verunstaltete Gastrulen und verkrüppelte Embryonen beobachteten.

Interessant ist noch das Verhalten der *Chorda*: Sie kann anstatt gerade in eine der seitlichen atypischen Spitzen auswachsen und dabei eine Abknickung von bis zu 90° erleiden. In einem einzigen Falle wurde das Regenerat im äussern Umriss normal befunden, aber Chorda und Neuralrohr fehlten ganz. Diese Reaktion beobachtete Luescher dagegen häufig bei *Xenopus* (Typus II). Ebenso haben Scheremetjewa und Brunst bei Röntgenbestrahlung an *Pelobates fuscus* solche Defekte viel häufiger beobachtet. Insbesonders reagierte die Chorda als empfindlichstes Organ.

5. *Das Auftreten von „Tumoren", kleinen Wucherungen und Epithelblasen.*

Bei allen Behandlungsmethoden konnten am Schwanzstumpf in 3—15,5% der Fälle eigenartige epitheliale Gebilde beobachtet werden. (Siehe Tab. 1 und 2, Abb. 10—13.) Da ihr unerwartetes Auftreten von ganz besonderem Interesse zu sein schien, wurde im Kapitel V näher darauf eingegangen. Es sei aber hier schon vermerkt, dass Geschwülstchen auffallenderweise fast immer im Zusammenhang mit dem totalen Regenerationsstop bei den gleichen Individuen auftraten. Einerseits verhinderte also Colchicin jegliches Zellwachstum, anderseits konnte gerade da ein oft kräftiges Wuchern von einzelnen Zellgruppen des Wundrandes beobachtet werden. So soll uns die Existenz dieses colchicinresistenten Gewebes noch näher beschäftigen.

B. Die Reaktionen auf die verschiedenen Behandlungsmethoden.

1. *Die Dauerbehandlung.*

Darunter wird das 8-tägige dauernde Verbleiben der Versuchstiere in Colchicin-Lösungen verstanden.

a) *Bereich.*

Über die Zahl der verwendeten Versuchstiere und Konzentrationen, sowie über die beobachteten Hauptergebnisse orientiert zusammenfassend Tab. 1. Es wurden demnach Lösungen von 1 : 1000 bis 1 : 1 000 000 verwendet. Wie von den verschiedenen Autoren immer wieder betont wird, fällt auch hier der grosse Wirkungsbereich mit ähnlichem biologischem Effekt auf.

b) *Die Mortalität.*

Aus Tab. 1 ist ersichtlich, dass von sämtlichen 411 Tieren bis zum 3. Tag nur 9 starben, bis zum 8. hingegen deren 54. Die erwähnte Latenzzeit der Giftwirkung tritt also deutlich zu Tage. Auffallend ist die Häufung der Todesfälle bis 1 : 80.000. Die Gesamtsterblichkeit beträgt in diesem Bereich ein Viertel, im mittleren bis 1 : 250 000 nur 1/20 aller Tiere, welche Zahl aber kaum allein auf die Colchicin-Wirkung zurückgeführt werden darf. So gingen von den 6 Tieren bei 1 : 250 000 aus fraglichen Gründen plötzlich 3 ein. In den Grenz-Konzentrationen von 1 : 300 000 bis 1 : 1 000 000 überlebten fast alle die Beobachtungszeit, gleichzeitig wies die Mehrzahl keine Störungen mehr auf.

TABELLE 1.

Zusammenstellung der Ergebnisse bei der Colchicin-Dauerbehandlung. Die auffallenden Daten wurden eingerahmt.

(c)	Anzahl der Versuchstiere	Gestorben bis 3. Tag	Gestorben bis 8. Tag	Totale Hemmung	Verlangsamte Regeneration	Atyp. Regeneration	Tumoren	Kleine Wucherungen	Epithelblasen	Normal
1 : 1000	10		10,^{100}%	10,^{100}%			1	2		
1 : 5000	10		3,^{33}	7,^{70}	3			5,^{500}%		
1 : 10000	32	4	6,^{18}	20,^{60}		1	3	12,^{37}	1	1
1 : 20000	36		7,^{19}	32,^{88}	4		2	19,^{52}	4	
1 : 30000	38		10,^{26}	32,^{84}	6			19,^{50}	1	
1 : 40000:	22		4,^{18}	20,^{90}	2			11,^{50}	2	
1 : 50000	39	2	7,^{17}	19,^{48}	12	1	4	14,^{36}	2	5
1 : 70000	14	1	1,^{7}	8,^{57}	5			4,^{29}	3	
1 : 80000	6		1,^{17}	5,^{83}			1	1		1
1 : 100 T	24			2,^{8}	5	3	1	2	1	14,^{58}%
1 : 130 T	6			4,^{66}			2		1	2,^{33}
1 : 160 T	6			2,^{33}	2					2,^{33}
1 : 200 T	16			6,^{37}	2	1	4	1		7,^{43}
1 : 250 T	6		3	3,^{50}	2		2			1,^{17}
1 : 300 T	55		2	6	8		5	5		32,^{58}
1 : 500 T	49	1		4	1	2	3	3		41,^{83}
1 : 700 T	36	1			2	1	1			32,^{88}
1 : 1 M	6				1	1				4,^{66}
Total	411	9	54	180	55	10	29	98	15	142

c) *Die totale Hemmung.*

Tab. 1 zeigt, dass diese mit der relativ hohen Sterblichkeit zwar parallel geht, jedoch höhere Prozentzahlen aufweist und auch Konzentrationsbereiche erfasst, in welchen die Larven nur noch vereinzelt abstarben. Bis zu Lösungen von 1 : 80 000 betrug nämlich die Zahl

der total Gehemmten 73,9% und fiel dann bis 1 : 250 000 auf 29,3% ab, d. h. bloss um etwas mehr als die Hälfte, die Sterblichkeit hingegen um $^4/_5$. In Verdünnungen von 1 : 300 000 bis 1 : 1 Mill. unterblieb das Schwanzwachstum sprunghaft nur noch bei 6,8% der Larven.

d) *Die verlangsamte Regeneration.*

Dieser Colchicin-Effekt ist nicht an bestimmte Konzentrationen gebunden. Tab. 1 zeigt, wie er über die ganze Wirkungsbreite verteilt vorkommt. Fiel die totale Hemmung von der 1. zu der mittleren Konzentrationsgruppe um fast 45%, so stieg die Zahl der verzögert Regenerierenden von 15,4 auf 18,9%. Man hätte vielleicht erwarten können, dass letztere bei hohen Verdünnungen an Stelle der ersten treten würden, was demnach nicht zutrifft. Eher reagierten die Tiere gleich wieder normal. In den Lösungen 1 : 300 000 bis 1 : 1 Million hielten sich totale und partielle Hemmung annähernd die Waage. Die Beziehung zwischen dem *Grad* der teilweisen Regenerationsverzögerung und der Lösungskonzentration wurde zahlenmässig nicht näher untersucht.

e) *Atypien.*

Von 411 Dauerbehandelten wich die Regeneratsform bloss bei 10 ab (6,9 und 2,7% gegenüber 9% in starken mittleren und geringeren Konzentrationen.) Korrelationen sind keine zu erkennen.

f) *„Tumoren", kleine Wucherungen, Epithelblasen.*

In Tabelle 1 fällt auf, dass die „Tumoren" über alle Bereiche hinweg auftreten, gehäuft zwischen 1 : 200 000 bis 1 : 500 000. Die kleinen Wucherungen, ebenso die Epithelblasen kommen vorwiegend in den starken Lösungen vor, gemeinsam mit der totalen Hemmung. Im übrigen wird auch hier auf Kap. V verwiesen.

2. *Die Kurzbehandlung.*

Wurde bei der Dauermethode festgestellt, dass über die toxischen deletären Wirkungen des Colchicins hinaus noch ein Bereich existiert, der die Regeneration hemmend beeinflusst, ohne das Versuchsobjekt als Ganzes merklich zu schädigen, so sollte nun durch eine einmalige *Kurzbehandlung* versucht werden, ob nicht bei einer wirksameren Ausbeute an Totalgehemmten die Zahl der Geschädigten noch weiter verringert werden könnte.

Diese Kurzversuche konnten dann endlich noch so ausgeführt werden, dass bloss der Schwanzstumpf allein mit der schädigenden Substanz in Berührung gebracht wurde.

Die Kurzbehandlung des ganzen Tieres.

Hier wurden die Kaulquappen nur eine kürzere Zeit in eine Lösung variabler Konzentration gebracht, darauf kamen sie wieder in reines Brunnenwasser zurück, worin ihre Reaktion verfolgt wurde.

a) *Bereich.*

Es wurden Lösungen von 1 : 500 bis 1 : 300 000 verwendet. Die Dauer des Bades erstreckte sich meist nur auf Bruchteile einer Stunde, dehnte sich in mehreren Fällen aber auf einen Tag aus. Tab. 2 orientiert über die Versuche. Es wurden demnach insgesamt 216 Tiere dafür verwendet.

TABELLE 2.

Zusammenstellung der Ergebnisse bei der Colchicin-Kurzbehandlung.

(c)	t	$(c).t$	Anzahl der Versuchstiere	Gestorben bis 3. Tag	Gestorben bis 8. Tag	Totale Hemmung	Verlangsamte Regeneration	Atyp. Regeneration	Tumoren	Kleine Wucherungen	Epithelblasen	Normal
1 : 500	5′	10	10	5	1	2	3			3		
	9′	18	5		4	2	3			3		
	18′	36	5		2	5				4		
	30′	60	15	6	5	6	3			5	1	
1 : 1000	6′	6	9	1	2	3	4	1		3		1
	12′	12	4		2		4			3	1	
	20′	20	4			1	3			4		
	30′	30	4		3		3	1		4	1	
	40′	40	5			1	3			5		
	1^{h}	60	26	2	9	7	3	1		10	1	1
	2^{h}	120	5		2	5				3		
	20^{h}	1200	8		8	8				5		
	26^{h}	1560	8	8								
1 : 2000	20^{h}	600	2	1	1	1						
1 : 3000	20^{h}	400	3		3	3						
1 : 4000	20^{h}	300	3		3	3						
1 : 5000	30′	6	4			3	1		1	2	1	
	1^{h}	12	5		2	4	1		1	3		
	15^{h}	180	3	3								
1 : 10000	5′	0,5	5			2	3					
	15′	1,5	15			5	6	1		6		3
	30′	3	4			2	2	1	1	2	1	
	1^{h}	6	5		1	4	1			3		
1 : 30000	20^{h}	40	10		1	10			3	2		
1 : 50000	30′	0,6	3		3	2	1				3	
	1^{h}	1,2	5				2			4		3
	24^{h}	28,8	10				1			1		9
1 : 100 T	30′	0,3	4				1		1	1	1	3
	1^{h}	0,6	4							2		4
	24^{h}	14,4	10					1		1		9
1 : 200 T	1^{h}	0,3	4									4
1 : 300 T	1^{h}	0,2	4									4
Total			216	26	56	83	49	5	7	82	11	41

b) *Die Mortalität.*

Sie ist im Gesamten recht hoch (82 von 216 Larven = 38%), darf so aber nicht mit derjenigen der Dauerbehandelten verglichen werden, da hier viel stärkere Lösungen gebraucht wurden. In der Tat sind die Konzentrationen von 1 : 500 bis 1 : 5000 überaus toxisch, auch wenn sie nur einige Minuten auf die Tiere einwirken. Offenbar dringt bei diesem steilen Gefälle die Substanz so rasch und in so hohen Mengen in den Körper und wird dabei so stark gespeichert, dass schon bei kürzerem Verweilen ein lethaler Effekt unvermeidlich ist. Vergleicht man dagegen die Toxizität der gleichen Konzentration bei Kurz- und Dauerbehandlung, so fällt die starke Abnahme der Todesfälle bei dieser Methode sofort auf. Von 1 : 10 000 bis 1 : 30 000 sind sie bloss vereinzelt, darüberhinaus fehlen sie ganz, mit Ausnahme der Streuung bei 1 : 50 000 . 30 Min. Umgekehrt gehen im Dauerbad dieser gleichen Lösungen nach 8 Tagen 19—30% zu Grunde.

c) *Die totale Hemmung.*

In den Konzentrationen unter 1 : 10 000 ist die Ausbeute parallel mit der sehr hohen Mortalität an sich hoch, jedoch ist sie verhältnismässig geringer als bei der Dauerbehandlung mit anderer Konzentration aber gleichgrosser lethaler Wirkung. Es sterben hier 54%, bloss 42% werden total gehemmt.

Günstig erscheint indessen der Abschnitt 1 : 10 000 bis 1 : 30 000. Bei kleiner Sterblichkeit (5%) war die vollständige Hemmung bei 59% der Individuen zu erreichen, d. h. doppelt so oft als bei den 10-fach verdünnten Lösungen der Dauermethode mit gleichem tödlichen Ausgang.

d) *Die verlangsamte Regeneration.*

Sie ist in diesen Versuchen fast doppelt so häufig aufgetreten als bei der Dauerbehandlung. Im Übrigen ist ihr Vorkommen auch hier an keine bestimmte Behandlungsart gebunden.

e) *Atypien.*

Sie wurden noch etwas seltener als bei der Dauerbehandlung gefunden.

f) *„Tumoren", kleine Wucherungen, Epithelblasen.*

Die „Tumoren" waren mehr als doppelt so selten, die kleinen Wucherungen aber viel häufiger. Bei den Epithelblasen fiel nichts besonderes auf. Im Vergleich zu den Zahlen der Dauermethode bemerkt man die verschieden grosse Häufigkeit der einzelnen Abnormitäten. Sie ist vielleicht teilweise wirklich auf die andern Versuchsbedingungen zurückzuführen, jedoch fällt die Differenz bei diesen geringern Zahlen möglicherweise noch in den Bereich der Streuung.

g) *Das Produkt Konzentration* (c) *mal Behandlungszeit* t *als Vergleichsindex.*

Es sollte noch eine Beziehung zwischen dem Produkt (*c*) . *t* und den erhaltenen Resultaten gesucht werden. Verhielte sich Colchicin wie ein reines Zeitgift, so wäre Parallelität zu erwarten gewesen. Dieses war bei der Überlegenheit der Kurz- gegenüber der Dauerbehandlung kaum mehr anzunehmen.

Liess sich also im gleichbleibenden Produkt (*c*) . *t* Zeit und Konzentration gegeneinander nicht verschieben, ohne dass sich das Versuchsergebnis änderte ?

Als Beispiele sind in Tab. 3 einige Versuchsreihen zusammengestellt. Es ergibt sich eine sehr grosse Verschiedenheit der Resultate, trotz identischem oder annähernd gleichem Index. Die Konzentration *(c)* gibt immer den Ausschlag. So ist in der

TABELLE 3.

Vergleich einiger Versuchsreihen von Tabelle 2, geordnet nach entsprechenden Produkten (c) . t.

(c).*t*	(*c*)	*t*	Anzahl Versuchstiere	Total gestorben	Totale Hemmung	Verlangsamte Regeneration	Normal
0,5	1 : 10000	5′	5	0	2	3	0
0,6	1 : 100000	60′	4	0	0	0	4
28,8	1 : 50000	24h	10	0	0	1	9
30	1 : 1000	30′	4	3	0	3	0
36	1 : 500	18′	5	2	5	0	0
40	1 : 1000	40′	5	0	1	3	0
40	1 : 30000	20h	10	1	10	0	0

1. Querkolonne von Tab. 3 bei den Produkten 0,5 und 0,6 die 5-minütige Behandlung mit 1 : 10 000 sehr wirksam, die 1-stündige hingegen mit 1 : 100 000 wirkungslos.

Bei 28,8 und 30 wirkte die Lösung 1 : 50 000 in 24-stündigem Bad kaum noch, diejenige von 1 : 1000 vergiftete die Tiere nach 30′ stark.

Vergleicht man umgekehrt die hohen Produkte (*c*).*t* mit den niedrigsten (Beispiel letzte und erste Querkolonne in Tab. 3), so erkennt man, dass der Index 40 nicht entsprechend stärker wirkt als der Index 0,5, insofern die Konzentrationen annähernd die gleichen sind.

Wir können deshalb sagen, dass bei genügendem Konzentrationsgefälle Colchicin ausserordentlich rasch im Körper aufgenommen wird.

Das Behandlungsoptimum liegt nach Tab. 2 zwischen den Lösungen 1:10000 bis 1:30000, als Versuchszeit genügen 15-60′.

Die lokalisierte Kurzbehandlung.

Der Gedanke lag nahe, dass Colchicin unter Umgehung des Magen-Darmkanals und des Blutes viel weniger toxisch, aber dennoch am Applikationsort regenerationshemmend wirken würde.

Hierzu wurden folgende Versuche ausgeführt:

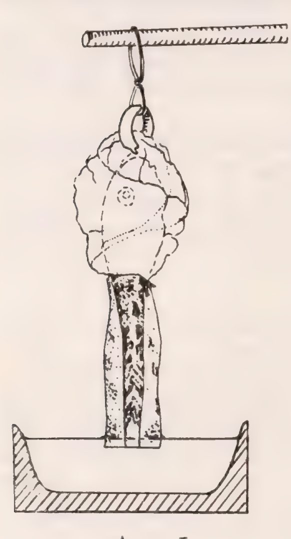


Abb. 7.

Methodik der Lokalschockbehandlung. Das Tier ist in einem feuchten Wattesäcklein aufgehängt und taucht seine Schwanzspitze in die Colchicinlösung.

Die Kaulquappen kamen einzeln auf ein halbrundes, flach ausgewalztes feuchtes Watteläppchen. Darin wurden sie so eingewickelt, dass der Körper wie in einem Trichter feststeckte und bloss der Schwanz freiblieb. Die obern Ränder des kleinen Paketes liessen sich mit einer Metallklammer leicht zusammenkneifen. Daran wurde das Individuum an einem Stativ so aufgehängt, dass sein Schwanzende gerade noch in die Lösung eintauchte. (Siehe Abb. 7.)

Bei kurzer Dauer und genügend Feuchtigkeit der Watte leidet die Vitalität der Tiere nicht. Von den 12 so behandelten Larven entwickelten sich 3, die als Kontrollen nach der Amputation des Schwanzendes mit Wasser in Berührung kamen, normal. Die neun übrigen wurden bei einer Schockzeit von 20 Min. mit einer Colchicinlösung von 1 : 500 behandelt.

Aus diesen Experimenten folgte, dass bei der verwendeten Konzentration tatsächlich der gewünschte bloss lokale Colchicin-Effekt sehr gross ist, während die Mortalität dagegen viel niedriger bleibt. Die Versuche haben seither eine Bestätigung durch Luescher bei *Xenopus* erfahren.

C. Weitere spezielle Versuche.

1. *Das Verhalten der ältern Larven.*

In Versuchen an 151 Tieren, welche direkt vor der Metamorphose standen, wurde festgestellt,

1. dass die in Gang gekommene Metamorphose unter Umständen leicht verzögert, aber auch mit hohen Colchicindosen nicht total gehemmt werden konnte,

2. dass sich die Regeneration der Schwanzspitze bis unmittelbar zum Moment ihrer natürlichen Einschmelzung nicht leichter unterdrücken liess.

3. dass die Zahl der Epithelblasen auffallend hoch war (25,6%), offenbar als Ausdruck der Schrumpfung des zu Grunde gehenden Schwanzes.

2. *Die Entwicklungsleistungen der Tiere mit blockierter oder gehemmter Regeneration und Atypien nach Reamputation.*

Es liegen nur kleine Zahlen vor. Von 3 Tieren mit einem vollen Regenerationstop, der bei 2 eine Woche, bei einem noch 3 Wochen nach der Behandlung bei gut erhaltener Vitalität weiterbestand, reagierten zwei nach Anfrischen des Amputationsstumpfes mit vollständig normaler Blastembildung. Eines ergänzte dieses bloss verlangsamt und starb nach einigen Tagen. Von sechs Tieren mit verzögerter Regeneration bildeten alle sechs nach Reamputation ein normal grosses Regenerat. Von vier Tieren mit atypischen Spitzenumrissen ergänzten alle vier ein Normalblastem. Es steht somit fest, dass das gestörte oder ganz verloren gegangene Regenerationsvermögen des Ranaschwanzes durch Reamputation wieder hergestellt werden kann und nicht als Ausdruck dauernder Schädigung betrachtet werden muss. Luescher hat an einem grösseren Material von *Xenopus* das gleiche Resultat erhalten mit Ausnahme eines Tieres, welches das Regenerationsvermögen vollständig verlor.

3. *Versuche mit Bombinator pachypus.*

Rund 50 *Bombinator*-Larven mittleren Alters wurden einer Colchicin-Dauerbehandlung schwankend von 1 : 20 000 bis 1 : 100 000 unterworfen. Wie bei *Rana* konnten Totalstop, verzögerte Regeneration, Atypien und kleine Wucherungen beobachtet werden. Ihre Empfindlichkeit auf die Substanz wurde etwas geringer befunden.

D. Histologie.

Einerseits verlangte die Abklärung über das Mass der allgemeinen Körperschädigung eine Durchmusterung der betroffenen Gewebe, andererseits war nicht bekannt, ob den epithelialen Wucherungen am Schwanz mit abweichender histologischer Struktur nicht ähnliche Gebilde im Körper selbst entsprechen könnten.

Von den *Dauerbehandelten* wurde ein Tier, das sich in einer Lösung von 1 : 40 000 befunden hatte und nach 8 Tagen noch vital war, aber vollständigen Regenerationsstop zeigte, fixiert und die Querschnitte seines ganzen Körpers histologisch ausgewertet. Die erhaltenen Resultate wurden mit denjenigen eines gleichaltrigen, gleichgeschnittenen Kontrolltieres mit normaler Schwanzneubildung verglichen. Es ergab sich folgendes :

1. Bei oberflächlicher Durchmusterung erschien die Gewebsstruktur unverändert, gestoppte Mitosen waren selten und mussten gesucht werden.

2. Von den gefundenen Mitosen befanden sich nun die meisten in später Prophase oder in der Metaphase und waren sehr häufig atypisch oder ganz defekt. So liessen sich die meisten in der Literatur beschriebenen Colchicineffekte nachweisen, und zwar der abnehmenden Häufigkeit nach folgende: Metaphasen mit verklumpten Chromosomen, solche mit versprengten entfernt liegen-

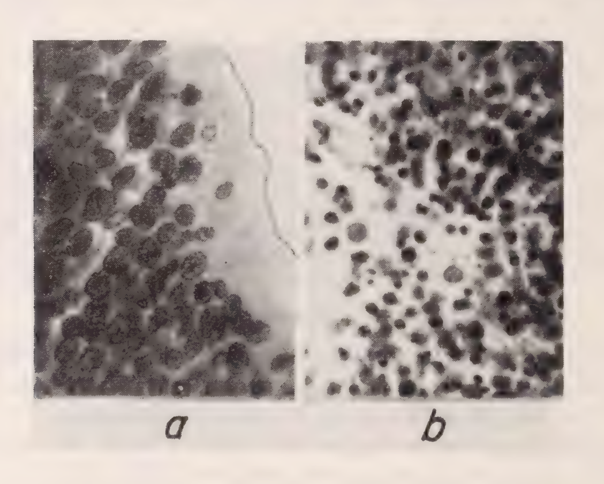


Abb. 8.
Riechepithel einer Kaulquappe.
a) 16 h.
b) 60 h. nach dem Colchicinschock.
Massenhaftes Auftreten von Pyknosen. Vergr. 10 × 40.

den, gewöhnliche normale aber gestoppte Metaphasen, partiell verklumptes Chromatin innerhalb des Kerns, Karyomerenbildung (siehe unten) und einzelne in der Anaphase äquatorialwärts verklebte Chromosomen. Ferner wurden vereinzelt Amitosen mit ungleichen Teilen und vermutliche Pseudoamitosen (Politzer) sowie Zipfelkerne (Boehringer, Politzer) beobachtet. In 2 Fällen erschienen Triaster wie dies Beams und King bei Pflanzen beschrieben.

3. Die Organe waren nicht gleichmässig befallen. Die meisten Mitosen wurden in den bezahnten Hornleisten der Mundorgane gefunden, am meisten Pyknosen in den beiden Riechschläuchen (siehe Abb. 8). Ferner konnten Zellteilungsfiguren im

Perichondrium der Vorderbeinanlage, im Darmepithel, sehr selten in Niere und Leber sowie in der Muskulatur gezählt werden. Gehirn und Rückenmark, sowie die übrigen Organe wiesen neben einigen Pyknosen nichts Anormales auf.

Die Muskulatur enthielt dem Zustandsbilde nach zahlreiche vermutliche Amitosen. Es sei aber auf die Problematik ihres sicheren Nachweises hingewiesen. Immerhin sollen sie nach der Literatur (Jakobj) auch normalerweise dort häufig anzutreffen sein.

P o l y p l o i d e C h r o m o s o m e n s ä t z e mussten in mehr als einem Fall vermutet werden. Ein Unterscheiden und Zählen der



Abb. 9.

Karyomeren im Mundknorpel einer Kaulquappe nach 8-tägiger Dauerbehandlung. Ein Kern kann sich vollständig in mehrere verschieden grosse Nebenkerne auflösen (*a*), oder nach Abgabe verschiedener Karyomeren noch bestehen bleiben (*b*). Vergr. 10 × Imm. $^1/_7$.

Einzelchromosomen war infolge der pathologischen Verklumpung meist sehr schwierig. Es konnte nun ebenfalls nicht gesagt werden, ob dies als Colchicinwirkung zu deuten sei, wie sie ja als fast einzige von den Botanikern beschrieben wird, aber auch bei Experimenten an *Rana* gefunden wurde (Keppel and Dawson, Luescher). Andrerseits sollen polyploide Riesenkerne auch im normalen Gewebe häufig anzutreffen sein (Ries, Jakobj). Dabei hätte Colchicin nur durch Blockieren des Mitose-Ablaufes den mehrfachen Chromosomensatz sichtbar gemacht.

Die K a r y o m e r e n b i l d u n g, d. h. das Bestehen von kleinen Kernchen neben dem Hauptkern, kam fast nur in den Knorpelzellen vor. (Siehe Abb. 9.) Das Chromatin des Hauptkerns

ist normal verteilt. Einzelne oder mehrfach auftretende kleine Nebenkerne können ein normales Chromatinnetz zeigen. Diese Erscheinung trat gleichfalls bei dem Kontrolltier auf, und zwar ebenfalls im Knorpelgewebe, wenn auch in geringerem Grade. Über die Ursache und Entstehung dieser Karyomeren kann nichts sicheres ausgesagt werden. Im nächsten Kapitel können wir sie bei den epithelialen Wucherungen nochmals gehäuft antreffen. Besser lassen sich wohl die anderen verklumpten kleinen Nebenkerne deuten, wie sie vor allem in den Riechschläuchen und in den Hornleisten des Mundes gesehen wurden. Sie sind wohl einfach Ausdruck einer weit gediehenen Karyorrhexis. Wie weit diese und vor allem jene mit den beschriebenen Pseudokernen WOKER's, den Micronuclei von BRUES and JACKSON und NEBEL and RUTTLE, sowie den „sphérules" DUSTIN's zu identifizieren sind, kann nicht entschieden werden. Es handelt sich aber doch um morphologisch ähnliche Gebilde.

Das Kontrolltier wies, wie erwähnt, ebenfalls einige abgesprengte Karyomeren auf. Daneben konnten noch in fast allen Geweben einzelne pyknotische Kerne gefunden werden. Normale vermutliche Amitosen sah man recht häufig. Die sehr seltenen Mitosen zeigten den Colchicintypus nicht.

Die histologische Bearbeitung der Schockbehandelten erstreckte sich auf 5 Larven, welche alle 1½ Stunden lang in einer Lösung von 1 : 1000 gebadet und darauf in Abständen von 0, 6, 16, 24 und 60 Std. fixiert wurden.

Ergebnis: Die Reaktion der Zellkerne weist die erwartete Latenz auf. Diese ist bedeutend grösser als bei den Warmblütlern. Aber nach 6 Stunden steigt die Mitosenzahl in den Hornleisten des Mundes schon um das Mehrfache an. Das 16-Stundentier weist einen Rückschlag auf. Danach nimmt aber die Zahl der Mitosen bis 60 Std. nach dem Schock kontinuierlich zu. Die Pyknosen fehlen zunächst, drängen sich aber zuletzt mehr und mehr in den Vordergrund. Weiter interessiert das Verhalten der übrigen Organe: Gehirn und Rückenmark wurden bei allen 5 Schnittserien genau durchuntersucht. Beide reagierten in keiner Weise, bloss das Ependym im Zentralkanal zeigte vermehrt normale und pathologische Figuren. Das Riechepithel in den Nasengruben wies hingegen eine regelmässige starke Zunahme der Pyknosen, nicht aber der Mitosen vom 0—60 Stundentier auf (siehe Abb. 8). Der Darm wurde stark betroffen. Auch er zeigte

kontinuierlich zunehmende Pyknosen. Mitosen wurden besonders beim 16 h-Tier gezählt. Überzeugend ist ferner die Stathmokinese im Knorpel der wachsenden Vorderarme: Lauter gestoppte Metaphasen, keine Karyomeren.

Es scheinen in erster Linie diejenigen Organe reagiert zu haben, welche auch normalerweise eine starke mitotische Teilungsfähigkeit besitzen. So wies auch Ries die variable Ansprechbarkeit der Gewebe auf Colchicin an Leber und Pankreas von Mäusen nach, Luescher demonstrierte die Wichtigkeit der Existenz von teilungsbereiten Bereichen bei *Xenopus*. Also ist eine regional- oder organspezifische Reaktion auf Colchicin nicht selten.

V. ÜBER DIE BILDUNG UND STRUKTUR VON EPITHELIALEN WUCHERUNGEN

Wie bereits erwähnt, verursachte das Colchicin in einem geringen Prozentsatz der Fälle an den Wundrändern von Tieren, deren Schwanzneubildung gehemmt oder ganz blockiert war, eigenartige lokale Wucherungen des Epithels. Da ich in der mir zugänglichen Literatur über Colchicin keine Angaben darüber fand, soll in diesem Kapitel näher darauf eingegangen werden.

A. Beschreibung der Formen.

Im Kapitel IV wurde zusammen mit den „Tumoren" und den „kleinen Wucherungen" auch das Vorkommen von Epithelblasen erwähnt. Diese haben nichts mit den 2 ersten Gruppen zu tun, deshalb sei ihre Beschreibung hier kurz vorweg genommen: Es waren dies kleine Hohlkugeln am Wundrande des Schwanzstumpfes. Ihr Durchmesser schwankte von 0,1—1,2 mm und sie bestanden aus der normalen Epidermis und einem klaren flüssigen Inhalt, der sich beim Anstechen der umkleidenden Oberfläche entleerte, sodass das dünne Epithel zusammenfiel und verklebte (siehe Abb. 10). Manchmal wurden darin freiflottierende Mesenchymzellen oder Erythrocyten gefunden. Sie konnten im Gegensatz zu den Epitheliomen schon 20 Std. nach der Amputation auftreten, aber evt. auch spät, am 7. oder 8. Tag, und wurden oft bei schwergeschädigten Colchicintieren gesehen, weitaus am häufigsten aber

bei denjenigen, die gerade vor der Metamorphose standen (siehe oben). Die Haut trennte sich von ihrer Unterlage ab und wurde durch die sich ansammelnde Gewebsflüssigkeit kugelig vorgebuckelt bis sie platzte, oder der Inhalt wurde vorher resorbiert.

Unabhängig davon bildeten sich die kleinen Wucherungen. Schon im Kapitel über die normale Schwanzregeneration wurde mehrmals darauf hingewiesen, dass sich am Wundrand kleine proliferierende Epithelknötchen bildeten und nach 2—3 Tagen in der gesamten Regeneratsfläche aufgingen, ohne je Störungen zu verursachen. Diese „Unruhe" des Epithels nahm nun bei der Colchicinbehandlung stark zu. In schwachen Lösungen blieben die Granulationen länger unabhängig bestehen, sodass der Wundrand noch stärker „ausgezackt" erschien, als dies etwa beim Normaltier auf Abb. 3 *a* der Fall ist. Dies war zwar nicht obligat, aber doch typisch. Es zeigte sich in zunehmenden Masse noch bei stärkeren Dosen, welche zwar eine totale Hemmung erzeugen konnten, aber dennoch oft das Spriessen kleiner Epithelläppchen oder- Zäpfchen über den sonst gerade gebliebenen Stumpf hinaus nicht unterdrückten (siehe Abb. 4 *a*). Oft waren diese Gebilde schwarz pigmentiert. Der Zellverband blieb kompakt und geordnet, und seine Basis war meist breiter als die Spitze (Abb. 10). Sie zeigten keine Tendenz zu Sprossung oder Abschnürung von Einzelteilen. Diese Gebilde figurieren auf den Tabellen 1 und 2 in der Kolonne „kleine Wucherungen". Ihre Grösse war beschränkt. Willkürlich wurde für die tabellarische Klassifikation als obere Grenze eine Länge von 0,2 mm angenommen; denn es konnten nun eben Übergänge beobachtet werden, die eine sichere Abgrenzung von den unten zu beschreibenden „Tumoren" verunmöglichten: An der Spitze der kleinen Zäpfchen lockerte sich der Gewebszusammenhang, sodass manch-

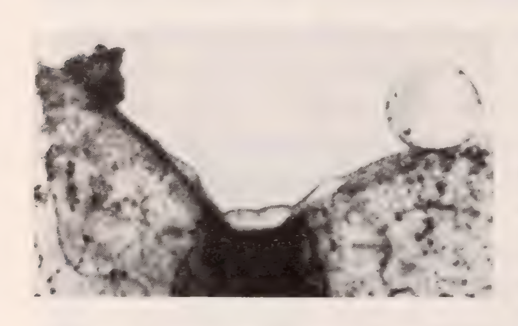


Abb. 10.

„Kleine Wucherung" und Epithelblase auf dem gleichen Tier bei totalem Regenerationsstop nach 8-tägiger Behandlung in einer Lösung von 1 : 20 000. Vergr. 6 × 4,5 Mikrotar.

mal einzelne Zellgruppen abfielen, und so ein unregelmässiges Relief zurückliessen. Selten wurde darauf wie bei den grösseren Epitheliomen ein aus mehreren Zellen bestehendes Träubchen gebildet. Sein Wachstum blieb aber limitiert, und es konnte in keinem Fall ein langsames Auswachsen zu einer grösseren Geschwulst protokollmässig festgehalten werden.

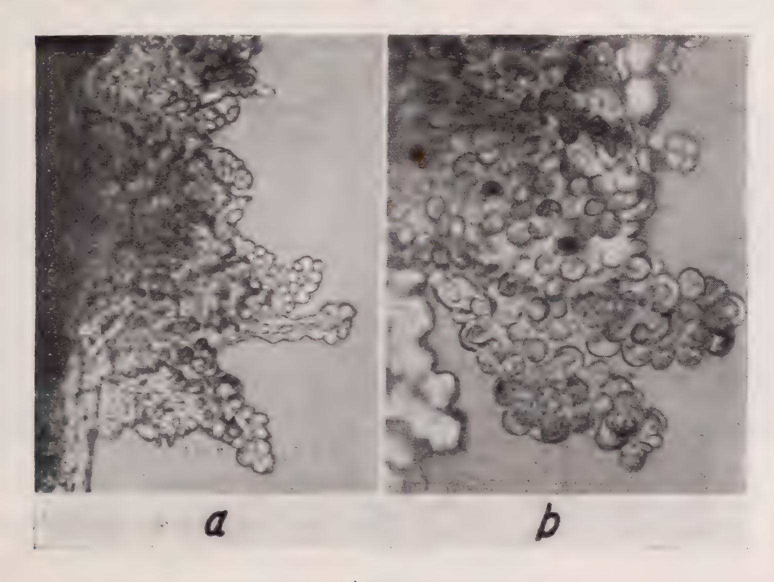


Abb. 11.

Ausbrechende epitheliale Wucherung am Wundrand eines Tieres, 18 Std. nach einem 1½ Std.-Schock in einer Lösung von 1 : 1 000.

a) Zellstränge. Vergr. 8 × 10.

b) Lockere Trauben, die frei in die Lösung ragen. Vergr. 10 × 20.

Es handelt sich in diesem Falle um ein ausnehmend früh beginnendes Zellwachstum. (Vgl. Text.)

Bei den eigentlichen „Tumoren" wuchsen demgegenüber von Anfang an an einer eng umschriebenen Stelle, die oft nicht grösser als 1—2 Zellen war, manchmal aber das Areal von 20—50 umfasste, grosse kugelige Epithelzellen rasch und ungeordnet aus.

Die äussere Form war immer wechselnd und schien ihrem Wesen nach zufällig. Bald waren es Trauben, bald Stränge (Abb. 11), kleine Bäumchen, häufiger kompakte Zellklumpen, die, durch einen schmalen Hals mit dem Schwanzstumpf verbunden, frei im Wasser hin- und herbaumelten und deshalb bei

Ruderbewegungen frühzeitig abfielen. Die peripheren randständigen Zellen waren oft bis zu Dreiviertel ihrer Oberfläche ohne Zusammenhang mit dem umgebenden Gewebe und ragten ungeschützt in die Lösung. (Abb. 11.) Deshalb lösten sich oft einzelne von ihnen los. Der ganze „Tumor“ war wegen dieses gelockerten Zusammenhangs bröckelig. Die beobachteten Gebilde, welche auf den Tab. 1 und 2 in der Kolonne „Tumoren“ aufgeführt und in den Abbildungen 12 und 13 *a-c* zu sehen sind, schwankten in ihrer Grösse zwischen 0,2—1,0 mm. Sie sollen, da ihr Ursprung und alleiniges Bestehen aus Epithel des Wundrandes sichersteht, als Epitheliome im weiteren Sinne bezeichnet werden. Ebenso ist die Benennung „Tumor“ im medizinischen Sinn so indifferent wie möglich gedacht und soll nur die übermässige lokale Z e l l v e r m e h r u n g, die zu einem kleinen atypischen Gebilde führt, bezeichnen.

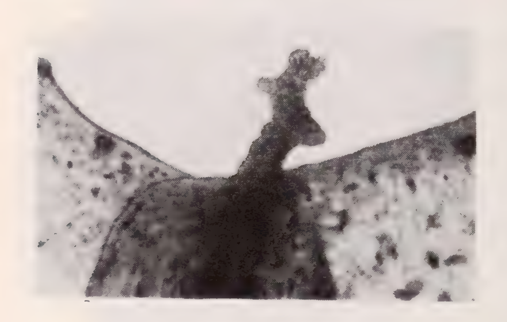


Abb. 12.
Kleineres Epitheliom am Amputationsrand einer dauerbehandelten Kaulquappe (1 : 20 000). Man kann aus diesem Bild im Vergleich mit den Schwanzorganen eine Vorstellung über die relative Grösse dieser Gebilde gewinnen. Vergr. 10 × 8.

Eine Infiltration in den S c h w a n z s t u m p f hinein wurde nie festgestellt. Die Grösse blieb beschränkt. Baldiges Abfallen, Nekrose oder Resorption dieser kleinen Geschwülste nach einigen Tagen war die Regel. Dies kann als Folge ihrer schlechten Ernährungsmöglichkeit gedeutet werden, da der Zusammenhang mit dem Muttergewebe meist schmal war und die Vaskularisierung stets fehlte.

Neben dem relativ raschen Wachstum dieser Tumorzellen, konnten auch Geschwülstchen mit langsamerer Zellteilungsfrequenz beobachtet werden. Während kleine Zäpfchen von 0,2 mm über Nacht zu Epitheliomen von 0,5 mm heranwuchsen, zog sich die Bildung der langsam wachsenden über mehrere Tage hin. Sie erreichten nicht die Grösse der schnellwachsenden Gebilde. Ihr Gewebe blieb kompakter zusammen und erinnerte stärker an normales Epithel. Würden sie die willkürlich gewählte Grenze von 0,2 mm nicht überschritten haben, so hätte man sie zu den oben beschriebenen Übergängen zu rechnen. Genauere

Messungen über ihr tägliches Wachstum, die ihre eindeutige Abgrenzung von den schneller wachsenden ermöglichten, fehlen jedoch.

Die Entstehungszeit dieser „Tumoren" fiel mit zwei Ausnahmen zwischen den 3. bis 7. Tag nach der Amputation, unabhängig davon, ob es sich um das Kurz- oder Dauerbad handelte. Demnach entspricht ihre optimale Wachstumsmöglichkeit zeitlich der optimalen Regenerationsaktivität des normalen unbehan-

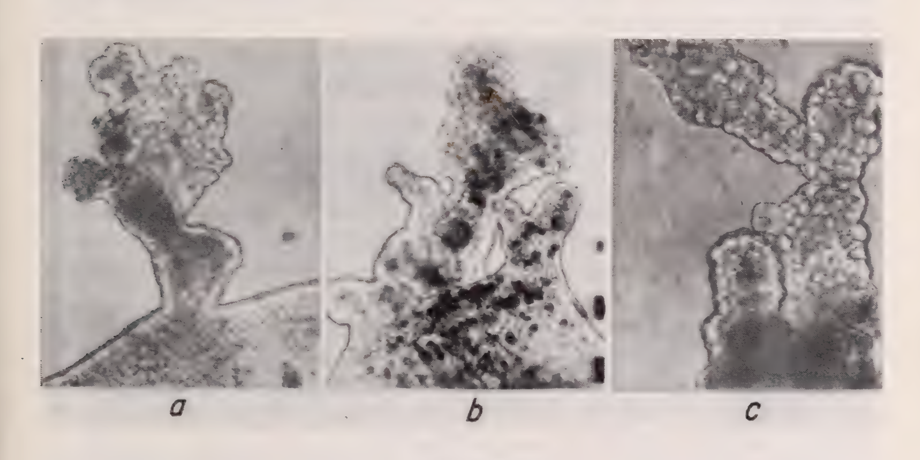


ABB. 13.
3 Beispiele von "Tumoren"
a) Dauerbehandlung in 1 : 200 000 am 8. Tag.
b) Kurzbehandlung in 1 : 1000 . 2^h am 8. Tag.
c) Tier mit derselben Behandlung am 9. Tag.
Vergr. *a*) u. *b*) 10 × 8; *c*) 10 × 20.

delten Schwanzkegels; denn die entscheidende Grössenzunahme der Kontrollregenerate fällt in die gleiche Zeit. (Siehe Abb. 2.)

B. Die Erzeugung der Epitheliome unter verschiedenen Versuchsbedingungen.

1. *Die Dauerbehandlung.*

Der bessern Übersicht wegen wurden die Zahlen über diese Missbildungen schon im vorangehenden Kapitel auf den Tab. 1 und 2 aufgeführt. Es ist ersichtlich, dass ihr Vorkommen nicht am bestimmte Colchicinstufen gebunden ist. In den Lösungen bis 1 : 80 000 traten die „Tumoren" in 5,2% der Fälle auf, im mittleren Bereich bis 1 : 250 000

rund 3 Mal so häufig (15,5%), in den darüber hinaus noch wirksamen Konzentrationen bei 6,1%. Ob die starke Häufung im mittleren Bereich behandlungsbedingt ist oder bloss eine zufällige Streuung darstellt, kann wiederum nicht sicher gesagt werden.

Auch solche Tiere konnten „Tumorträger" sein, die sonst keine Colchicinstörungen aufwiesen. So wurden von je 30 Tieren in 1 : 300 000 und 1 : 700 000, die alle normale Schwanzspitzen ergänzten, bei je einem ein mittelgrosses Epitheliom an der Schwanzspitze gesehen. Somit gehen diese Wucherungen nicht immer, was die Regel ist, vom alten Epithel des Wundrandes aus, sondern können erst nachträglich aus einem sonst intakten Schwanzblastem hervorbrechen.

2. *Die Kurzbehandlung.*

Diese Versuche wurden im Hinblick auf die Tumorbildung in grösserer Zahl ausgeführt. Braucht es dazu einen dauernden Reiz, oder genügt ein momentaner Stoss, der möglicherweise gewisse Zellen so verändert, dass sie nun, entartet, eine kleine Geschwulst bilden mit andern Eigenschaften ? Würde diese, welche zwar colchicinresistenter ist, in reinem Wasser noch schneller wachsen und grösser werden ? Es ergab sich folgendes (Tab. 2):

1. Die eigentlichen „Tumoren" traten bei dieser Schockbehandlung in Bezug auf Grösse und Form genau gleich auf. Die Häufigkeit war im ganzen geringer und nicht sicher an bestimmte Behandlungsmethoden gebunden. Die erhaltene Differenz zur Dauermethode ist bei diesen geringen Zahlen statistisch kaum relevant.

2. Die „Tumoren" wuchsen weder schneller noch langsamer im Brunnenwasser. Weder hat also Colchicin die Schnelligkeit des Auswachsens verzögert, wie anzunehmen war, noch hat es sie, und das wäre ja sehr ungewöhnlich gewesen, als reizende Substanz gesteigert. Vielleicht hat jedes Epitheliom die Substanz nur zu seiner Auslösung nötig, darauf wächst es mit oder ohne Antimitotikum zu charakteristischer Grösse heran, um dann mit oder ohne dasselbe nach 6—8 Tagen durch Abfallen, Nekrose oder Resorption zu verschwinden. Möglicherweise ist aber das Geschwulstgewebe durch die Schockbehandlung so stark mit Colchicin gesättigt, dass sie eben der Dauerbehandlung gleichkommt.

3. *Die Abhängigkeit der Tumoren vom Alter der Larven.*

Bei den jüngsten Kaulquappen wurden unter mehr als 120 Stück niemals grössere Geschwülste gesehen, dagegen recht häufig kleine Knötchen und Zäpfchen mit hauptsächlich normalen Epithelzellen, vereinzelt mit kugeligrunden an der Peripherie.

Die ältesten Larven (151 Tiere) vor und in der Metamorphose zeigten in Dauerbehandlung 8,2% Epitheliome. Die Epithelblasen wurden, wie schon erwähnt, viel häufiger gesehen, und zwar als Ausdruck der intensiven Abbauvorgänge.

Die mögliche Beobachtung eines im Durchschnitt häufigeren Auftretens von Geschwülsten bei alten Larven war nach der eigenen Vorstellung nicht ohne Interesse; denn es konnten im Moment der beginnenden Gewebseinschmelzung Zellen, die vielleicht schon primär eine geringe Wucherungstendenz besassen, oder nun durch Colchicin mit einer solchen begabt wurden, sich leichter selbständig behaupten, da der regulierende Zusammenhang der Gewebsverbände vielleicht mehr und mehr schwindet. Die absolute Ausbeute an „Tumoren" war hier zwar recht hoch, sagt aber bei der immer noch geringen Zahl darüber nichts Entscheidendes aus.

4. *Die Reaktion des basalen Geschwulstgewebes nach Abtrennen des Tumorkörpers.*

Konnte es von dieser Stelle aus zu einer Regeneration eines nun normalen oder wieder entarteten Gewebes kommen?

Die Zahl der Geschwulstträger war so gering, dass alle zur histologischen Untersuchung frühzeitig fixiert wurden oder aber solange in vivo in Beobachtung blieben, bis die Wucherung von selbst abfiel. An diesen Exemplaren konnte nie ein vollständiges Nachspriessen eines zweiten „Tumors" an derselben Stelle beobachtet werden. Es war zwar möglich, dass von der Abbruchstelle aus nochmals ein kleines Träubchen runder Zellen oder ein kleiner Knoten vorgetrieben wurden. Beide kamen aber entweder zur Resorption oder gingen in dem später beginnenden Wachstum des Schwanzblastems auf.

Bloss bei einem einzigen Tier wurde eine grosse Wucherung an ihrer Basis abgeschnitten, aber auch hier kam es zu keiner Regeneration.

5. *Transplantationsversuch.*

Wenn auch keine Anzeichen für Bösartigkeit vorlagen, so war doch die Implantation von Wucherungen in ein geeignetes, die Ernährung sicherndes und nicht toxisch geschädigtes Milieu von Interesse. Beide Bedingungen fehlten am Orte ihrer Entstehung. Es wurden denn versuchsweise nach der Methode von HOLTFRETER vier etwa 0,5 mm grosse Geschwülstchen von Colchicintieren vier ungeschädigten Kaulquappen in den dorsalen Rückenlymphsack implantiert. Alle vier gingen in den folgenden 3 Tagen aus unbekannter Ursache zu Grunde. Eine histologische Kontrolle und neue Transplantationen wurden unterlassen.

C. HISTOLOGIE.

Insgesamt wurden 11 grössere Epitheliome im Zusammenhang mit dem Schwanz histologisch verarbeitet. Fast alle zeigten im Schnitt überraschende Ähnlichkeit und die Struktur wich von derjenigen des gewöhnlichen Schwanzepithels ihrer Basis entschieden

ab. Auf Abb. 14 sind diese Unterschiede deutlich sichtbar. Der äussern unregelmässigen Gestalt entspricht tatsächlich ein innerer oft fast chaotisch zu nennender Aufbau:

Kleinere und grössere Zellhaufen, bald locker, bald kompakt zusammengefasst, seltener in Anordnung von Balken oder Strängen, wechseln miteinander ab und werden, bei einigen Typen häufiger als bei andern, oft durchbrochen von kleineren Hohlräumen verschiedener Grösse. Teils imponieren diese als blosse Lücken von Einzelzellen, teils sind sie aber um ein Mehrfaches grösser und machen den Eindrück von kleinen Cysten. Die randständigen Zellen sind meist gleich unregelmässig wie die zentralen, doch kann auch an der Basis als Übergang vom normalen Epithel noch eine geordnete oberflächliche Epithelschicht festgestellt werden, die sich aber bald in Unordnung auflöst. Es handelt sich hier also um Anormogenesen mit atypischer Topogenese und Differenzierung (Lehmann 1945).

Die Form der Kerne ist besonders interessant. Sie sind seltener mehr rundlich oder oval, häufiger gelappt, haben manchmal Zipfel und weisen kantige Konturen auf (Abb. 14 *c* u. *d*). Bei einzelnen Tumoren wurden um die Hohlräume herum mehrere sichel- oder schnitzförmige Kerne gefunden. Es gibt nekrotische Stellen, wo fast nur ein körniges vakuoliges Plasma mit vielen kleinen Kerntrümmern in Form von pyknotischen, basophilen Kügelchen besteht.

Daneben wurden aber häufig die schon früher beschriebenen „Karyomeren“ angetroffen (Abb. 9 und Tafel I). Diese kleinen Nebenkernchen besassen alle normales, nicht verklumptes Chromatin und waren oft von sehr ungleicher Grösse, sodass alle Übergänge von 2 gleichgrossen Kernfragmenten bis zu Sechstels- und Achtelsteilchen verfolgt werden konnten Tafel I). Ihre mögliche Bedeutung soll weiter unten diskutiert werden. In vielen Zellen wurde ferner gelbes oder dunkelbraunes scholliges Pigment gefunden.

Die Kerne sind im Durchschnitt grösser als diejenigen des alten Epithels, aber gleich gross wie die des neuregenerierten, das nicht entartet ist, wohl aber mehrschichtig sein kann. Hingegen bestehen manchmal grosse Schwankungen zwischen sehr kleinen und sehr grossen wahren Riesenkernen, die zwei bis drei Nucleoli, aber auch nur einen einzigen tragen können. Es kann nun nicht gesagt werden,

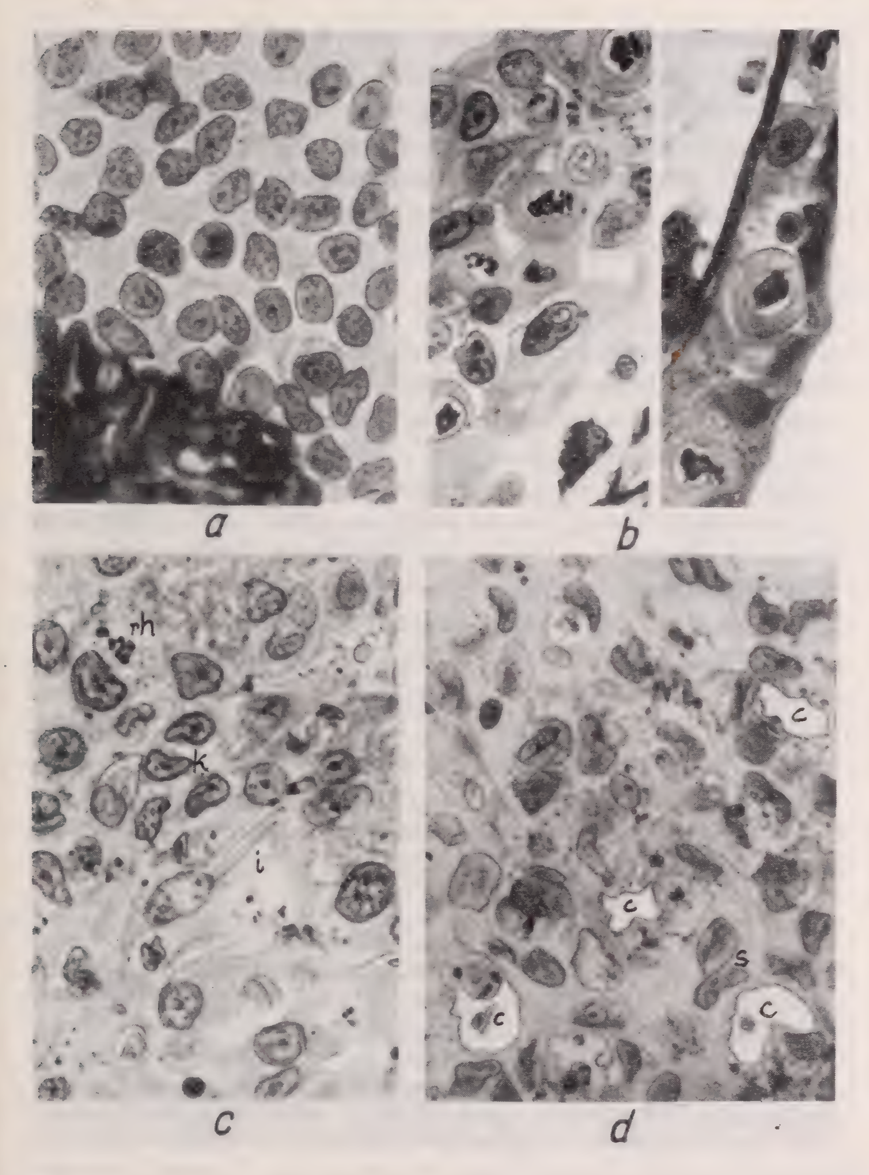


ABB. 14.

a) Normales Epithel aus dem Flossensaum des hintern Schwanzbereichs. Unten links Pigmentzelle.

b) An den Tumor von *c*) u. *d*) angrenzendes normales Epithel mit mehreren blockierten Mitosen.

c) und d). Tumorgewebe von R 601 c. Nester unregelmässiger Kerne und kernarme Gebiete. Fragliche Intercellularsubstanz (i) ?. kantige oder zipfelförmige Kerne (*k*). schnitzförmige Kerne (*s*), Cystchen (*c*). Karyorrhexis (*rh*). Es sind nirgends Mitosen zu finden. Vergr. 10 × 40.

ob es sich dabei etwa auch um echt polyploide Kerne handelt, wie es bei *Xenopus* gesichert ist (LÜSCHER). Die statistische Auswertung dieser Kernbilder nach den Regelklassen von JAKOBJ hätte vielleicht zu besondern Resultaten geführt, wurde aber auf den Rat von Herrn Prof. HINTZSCHE wegen der erwähnten starken Kernpolymorphie unterlassen. Tafel I*n* zeigt die unterschiedlichen Grössenverhältnisse der Kerne eines einzigen Schnittes durch Tumorgewebe.

In den Wucherungen sind die Mitosen die allergrösste Seltenheit, auch wenn gleichzeitig im danebenstehenden, nicht entarteten Epithel sehr viele typische Colchicinmetaphasen auftreten. (Abb. 14 *b*.) Daraus darf wohl gefolgert werden, dass entweder die mitotische Teilung der wuchernden Zellen durch eine sprunghafte Aenderung weniger colchicinempfindlich geworden ist und daher nicht mehr blockiert wird, oder aber, dass sich die Kernteilung überhaupt nicht mehr karyokinetisch, sondern auf eine andere Weise abspielt. Dieser vermutlichen Verschiedenheit in der Vermehrungsart sollte durch genaues Auszählen von je gleichvielen Kernen im entarteten Tumorgewebe sowie im angrenzenden normalen Schwanzepithel nachgegangen werden. Enthielt die Wucherung z. B. pro Schnitt 300 Kerne, so wurden ebensoviele normale Epithelkerne ausgezählt, wies sie bloss 150 auf, wurden auch bloss 150 Epidermiskerne damit verglichen. Insgesamt wurden 10 Wucherungen auf diese Weise untersucht. Es seien hier bloss 2 als Protokollbeispiele angeführt :

1. Beispiel R 734. Das Tier blieb 7 Tage lang in einer Colchicinlösung von 1 : 70 000 und zeigte einen totalen Stop des Regenerats. Am 5. Tag trat erstmalig ein kleines Knötchen über der Chorda auf, welches am 7. Tage zu einer länglichen Wucherung ausgewachsen war. Fixation der morbiden Larve. Histologie: länglicher, relativ grosser Tumor mit 350—400 Zellen pro Schnitt. Kompakte Begrenzung, aber Struktur des Gewebes ganz atypisch: viele kleine und grössere Cysten, daran angelagert längliche schnitzförmige Kerne. Bei vielen sind gar keine Nucleoli sichtbar. Wenig Pyknosen, kein Pigment. Auf rund 5000 Tumorzellen kommen 6 Mitosen, auf gleichviel angrenzende normale Schwanzepithelzellen deren 122. Vereinzelt sind Karyomeren zu sehen.

2. Beispiel R 1013. 30 Minuten lange Schockbehandlung in einer Lösung von 1 : 10 000. Am 2. Tag traten schon einzelne Zellstränge auf. Am 3. waren sie abgefallen und durch einen kleinen Knoten ersetzt.

Am 4. bestand ein 0,3 mm langer Zapfen über der Chorda, wobei seine hintersten Zellen traubig in die Lösung ragten. Fixation des vitalen Tieres am 5. Tage. Histologie: Einzelschnitte von 100—150 Zellen, welche relativ klein sind, weder pigmentiert noch cystisch. Vereinzelt pyknotische Kerne. Keine Mitosen, im angrenzenden Normalepithel deren 10. 4 vermutliche Amitosen und 22 Karyomeren, im Rumpf bloss eine solche Nebenkernbildung.

TABELLE 4.

Zusammenstellung der Ergebnisse über die Kernzählung im normalen und entarteten Epithel. Mit Ausnahme von R 1013 *wurden alle Tiere dauerbehandelt. Bei* 8 III *und* 12 *III X kann nicht angegeben werden, an welchem Tage die Wucherung nach ihrer Entstehung fixiert wurde, da die Notiz leider verloren ging. Tier R* 601 *wies* 3 *Tumoren auf* (a-c).

Nr. des Präparats	Alter des Tumors Tge.	Anzahl Schnitte	Tumorzellen pro Schnitt	Total der ausgezählten Tumorzellen	Tumoren				Rumpfepithel			
					Mitosen		Amitosen	Karyomeren	Mitosen		Amitosen	Karyomeren
					Colch.	Norm			Colch.	Norm		
R 734	2	14	350-400	4900-5600	6	0	7	23	122	4	2	13
R 726	2	6	95-110	570-660	0	0	1	6	8	1	1	4
r 536	4	10	70-145	700-1450	4	1	0	3	16	1	0	5
r 601 *a*	5	4	50-70	200-280	2	0	0	2	9	1	1	1
b	5	13	200-350	2600-4550	3	0	3	65	250	5	2	0
c	5	15	200-300	3000-4500	2	0	6	73	305	8	7	18
8.III	?	10	90-130	900-1300	0	0	7	23	33	2	6	5
R 1013	4	10	100-150	1000-1500	0	0	4	22	9	1	0	1
r 77	5	10	50-80	500-800	0	0	3	13	5	3	1	11
12.III.X	?	7	100-140	700-980	0	0	3	14	1	0	2	2
Total		99	Durchschnitt 130,5-187,5	15 070-21 620	17	1	34	244	758	26	22	60

Tabelle 4 fasst die Ergebnisse über die Kernzählung im normalen und entarteten Epithel aller 10 Tumoren zusammen. In Abb. 15 sind sie graphisch ausgewertet.

Resultat: 1. Die Stathmokinesen (Colchicin-Mitosen) sind im entarteten Gewebe über 40 mal seltener als im nor-

malen und in gleicher Weise pathologisch verändert. Gewöhnliche Mitosen in Metaphase ohne Verklumpung ihrer Chromosomen sind vereinzelt bloss im Rumpfepithel zu sehen, noch viel seltener durchgeschlüpfte Ana- oder Telophasen (3 auf 178 Metaphasen unter 4000 gezählten Kernen).

2. Amitosen, zu welchen bei der Zählung bloss die hantelförmigen Gebilde nach Tafel I *a-d* gerechnet wurden,

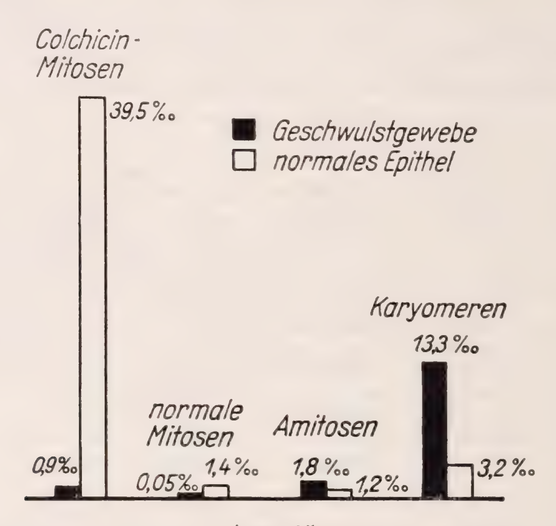


Abb. 15.

Graphische Darstellung der Ergebnisse von Tab. 4 über die Häufigkeit von Mitosen, Amitosen und Karyomeren im normalen und wuchernden Epithel.

treten in den Tumoren etwas häufiger auf, der Unterschied ist aber gering.

3. Die Karyomeren treffen wir in den Geschwülsten 4 Mal so oft an, insofern wir alle Formen zwischen *h* und *m* nach Tafel I dazuzählen.

D. Diskussion.

Auf welche Weise kommt nun die beobachtete Zellvermehrung zustande ? Ist die Mitose dabei völlig bedeutungslos ? Wenn nach Tab. 4 die Karyokinesen in einzelnen Fällen im normalen Gewebe auch seltener sind, so gelten sie jedenfalls in den

Geschwülsten immer als Ausnahmen, obschon diese fast allein gewachsen sind.

Wurden die Tiere etwa zu spät fixiert, sodass aus diesem Grunde keine Stathmokinesen mehr vorhanden sind, weil sie schon abgebaut wurden ? Dafür könnte unter Umständen das häufigere Vorkommen der Karyomeren sprechen, die nach ursprünglichen Mitosen aus colchicingeschädigten Chromosomen entstehen können. (Brues und Jackson, Ries, Woker). Leider wurden die Tumoren frühestens nach 2 Tagen fixiert, und dies könnte vielleicht eine wichtige Lücke in der histologischen Untersuchung sein. Dass aber auch bei später fixierten einige noch weiter wuchsen, wobei zum Teil sogar noch mehr Mitosen im angrenzenden Rumpfepithel auftreten, spricht dagegen. Aber vielleicht nicht unbedingt : wie Luescher machten wir in einem Fall (8 III) die Beobachtung, dass sich das Karyokinesenmaximum von der Amputationsstelle weg um etwa einen Millimeter nach vorn fortgepflanzt hatte, offenbar als Ausdruck von diffundierenden Nekrohormonen, die lokal mitosefördernd wirkten. So könnte man ja annehmen, dass der Mitosegipfel sich am ersten oder zweiten Tag in der Geschwulst befand, dann aber auch nach vorne ins normale Gewebe wanderte. Vom 3. bis 5. Beobachtungstag wäre dann das weitere Wachstum bloss noch durch Zellvergrösserung bedingt gewesen. Dies kann nicht ganz sicher ausgeschlossen werden, setzte aber voraus, dass die Mitosen im Tumor schneller abgebaut würden als im übrigen Körper: denn es wurde gezeigt, dass im Allgemeinen die Stathmokinesen von schockbehandelten Tieren bis 60 Stunden immer noch zunehmen. Ebenso hätte man bei dem erwähnten Sonderfall (8 III) zwischen dem Stumpfende und der nach vorn gewanderten Mitosenwelle wie bei den Tumoren vermehrt Karyomeren oder Pyknosen antreffen sollen. Dies traf aber nicht zu.

Endlich fragt es sich, ob nicht solche Mitosen für das Wachstum verantwortlich sind, die von Colchicin gar nicht betroffen wurden und durchschlüpften. Luescher berichtet, dass bei seinen Kurzversuchen sogar 30 bis 45% (!) der Kerne die Teilung unter normalen Formen zu Ende führen konnten. Dies trifft bei unsern Dauerversuchen sicher nicht zu. Entschieden dagegen spricht, dass sich unter den insgesamt 18 Mitosen im entarteten Gewebe nur eine normale, nämlich eine Anaphase fand, im Rumpfepithel neben 178 Metaphasen bloss deren 3. Ist also doch eine nicht mitotische

Teilung die Ursache des Wachstums ? Welche Rolle spielen die Amitosen ? Die Auszählung der Hantelkerne beweist trotz der kleinen Differenz nicht sehr viel. Es ist ja auch schwierig, sie eindeutig festzustellen. Bei dem fast völligen Fehlen von Mitosen ist ihr Vorkommen jedenfalls von besonderem Interesse. Auch normalerweise bei den Amphibien, besonders in der Muskulatur häufig auftretend (s. oben), vermöchten sie als einzige durch die Colchicinsperre durchzuschlüpfen und die Gewächse zu bilden. Dies könnte wohl allein *in vivo* durch den Film (Bucher) bewiesen werden. Wir dürfen bloss sagen, dass nach unseren Befunden nichts dagegen spricht.

Aber einen Hinweis auf die stattgefundene amitotische Vermehrung kann vielleicht die Mehrkernigkeit geben. So schreibt Jakobj (Seite 668), dass sie „in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle auf

Tabelle 5.

Zusammenstellung der Ergebnisse über die Auszählung von je 4000 Zellen im Tumorgewebe und im Rumpfepithel zwecks Feststellung der Häufigkeit einer möglichen amitotischen Vermehrung.

Gewebsart		1-kernige Zellen	2-kernige Zellen	Mehr-kernige Zellen
Tumorgewebe		924,7°/₀₀	36,5°/₀₀	29,8°/₀₀
Rumpf-epithel	Neuregeneriertes Epithel	895,3°/₀₀	36,0°/₀₀	20,6°/₀₀
	Altes Epithel	924,8°/₀₀	15,2°/₀₀	12,4°/₀₀

amitotischer Kerndurchschnürung... beruht, nur selten wird sie durch mitotische Kernteilung bei ausbleibender Zellteilung ... bedingt“. In der Annahme, dies treffe vielleicht auch in unserem besondern Falle zu, haben wir unter 4 Tieren 8000 Zellen auf ihre 1- 2- oder Mehrkernigkeit geprüft und dabei streng nur solche Fälle verwertet, die morphologisch ganz eindeutig schienen. Die Zusammenstellung in Tab. 5 zeigt, dass 2- und Mehrkernigkeit (3 oder 4 Kerne) in der Tat nicht selten ist. Entscheidend bleiben die 2-kernigen Zellen, die höherzahligen enthalten zum Teil einfach die kleineren Karyomeren, welche ja vielleicht von Colchicinmitosen abzuleiten sind. Es erwies sich von Vorteil, das direkt an den Tumor angrenzende, hochzellige neue vom alten, ruhenden Rumpfepithel zu unterscheiden. Denn das neue Epithel, nach diesen Kriterien untersucht, unterscheidet sich nicht wesentlich von der

Wucherung, obschon die Differenz der beiden Epitheltypen in Form und Mitosezahlen auch in der Mehrkernigkeit eine Besonderheit hätte erwarten lassen. Darf man sich auf die Angabe von JAKOBJ stützen, so müsste demnach die Amitose beim Wachstum der Epitheliome eine grössere Rolle spielen, als wir sie zunächst aus dem Erscheinen vereinzelter hantelförmiger Kerne erschlossen hatten. Die gewöhnlich angegebene Ursache, die „starke funktionelle Belastung der Zelle" kommt hier kaum in Frage, möglicherweise aber das Colchicin selbst, das in irgend einer Art den morphogenetischen Funktionszustand des Epithels abändern dürfte.

Können wir die *Karyomeren* für das aktive Wachstum verantwortlich machen ? Aus Tab. 4 ist zu entnehmen, dass ihnen jedenfalls in den Epitheliomen eine besondere Bedeutung zukommt. Auf Tafel I erkennt man ihre verschiedene Grösse, und man wird den kleinsten chromatinarmen Kügelchen kaum mehr eine Bedeutung im Zellwachstum zumessen dürfen. Die grösseren Nebenkerne ohne pathologische Veränderung und mit einem Nucleolus versehen scheinen indessen funktionstüchtig zu sein. Wie verhält sich aber das Plasma dabei ? Wird sich die Zelle, wenn sie auf diese Weise mehrkernig geworden ist, nun auch teilen ? Wir können darüber nichts aussagen.

Möglicherweise führen zwei verschiedene Vorgänge zur Karyomerenbildung. Einerseits wäre sie tatsächlich der Colchicinwirkung zuzuschreiben und die Kernfragmente stellten wiedereingeschmolzene Chromosomen oder Chromosomengruppen dar (WOKER, BRUES, JACKSON, NEBEL und RUTTLE, DUSTIN, RIES). Andererseits ist nun doch zu fragen, ob hier nicht das rhythmische Kernwachstum eine Rolle spielt (JACOBJ).

Karyomeren wurden ja, wie erwähnt, auch bei den Kontrollen gefunden. Die Kerne würden entweder zum vornherein oder unter Einfluss des Colchicins durch *Endoschisis* an Volumen stark zunehmen, um später in *Phänoschisis* überzugehen und in frühere Grösseneinheiten zu zerfallen (RIES). Dieser Vorgang wäre nun vielleicht weniger colchicinempfindlich. RIES diskutierte dies ebenfalls. Er injizierte jungen Mäusen Colchicin und stellte fest, dass die Leber und das Pankreas in den ersten 12 Tagen nach der Geburt hochempfindlich waren, nach 20 Tagen aber kaum mehr ansprachen, während andere mitotisch aktive Gewebe noch sehr stark reagierten. Parallel dazu sank die Mitosebereitschaft, und das

zelluläre Wachstum fand unter wahrscheinlich rhythmischer Grössenzunahme des Kerns statt. Die verminderte Colchicinwirkung auf eine weiter gediehene funktionelle und histologische Differenzierung zurückzuführen, lehnt Ries ab, und es wäre ihm denkbar, „dass jede einzelne Zelle, die ihr Wachstum unter rhythmischer Volumenverdoppelung begonnen hat, damit nun ihr Reaktionsvermögen auf karyoklastische Gifte verloren hat".

Wäre dieses auch die Erklärung für das colchicinresistente Wachstum unserer Gebilde ? Eine Zählung und statistische Auswertung der Kerngrössenklassen im entarteten Gewebe sowie deren Vergleich mit normalem Epithel hätte vielleicht die Frage beantwortet, wurde aber, wie erwähnt, infolge der grossen Schwierigkeit in unserm Falle unterlassen.

Endlich kann man sich noch fragen, ob denn diese Zellen überhaupt durch irgendwelche Teilung entstanden sind, oder ob nicht etwa alte Epidermiszellen mobilisiert wurden, und, nach Aenderung ihrer Gestalt, an den Wundrand gewandert sind, sich dort anhäuften und die Wucherung verursachten. Tatsache ist, dass auch normalerweise bald nach der Amputation kleine Epithelläppchen über die Wunde spriessen, in einem Zeitpunkt also, wo die Mitoserate noch nicht angestiegen ist (Lehmann). Demnach sind diese „Wundgranulationen" tatsächlich durch mobile Zellen entstanden. Nun ist es unsicher, ob diese Migration auch dann noch stattfindet, wenn die Wunde längst verschlossen ist und die primären autolytischen Wirkungen (Lüscher) wegfallen dürften. Altes Zellmaterial wäre immerhin genügend vorhanden, da ja der Rumpf nach der Operation anfänglich schrumpft (s. oben). Bei den breitbasigen Tumoren wäre eine solche Zuwanderung an sich denkbar und noch abzuklären, bei denjenigen mit ganz schmalem Hals und grossem Körper kann man sich jedoch nur schwer vorstellen, wie alle Zellen durch diesen Engpass durchgewandert sind. Ebenso scheint uns auch die starke Verästelung der Gebilde gegen eine blosse Zellwanderung zu sprechen.

Betrachten wir abschliessend nochmals die Wucherungen als Ganzes. So sei zunächst festgehalten, dass die Epitheliome nur unter 748 colchicinbehandelten Tieren gesehen wurden, bei den rund 1500 übrigen beobachteten Individuen unter den Kontrollen

nie, bei den mit 8 weiteren Substanzen beeinflussten (unveröffentlicht) in einem einzigen Fall.

LUESCHER, der allerdings immer mit derselben Kurzbehandlung arbeitete, hat bei seinen Versuchen an j u n g e n Larven von *Xenopus* nie grössere Epitheliome, bestenfalls kleine Wucherungen gefunden. Vergleicht man aber die Ergebnisse der Regenerationshemmung von *Xenopus* und *Rana*, so lassen sich auch hier verschiedene Abweichungen feststellen. Die ungleichen Befunde dürften zum Teil mit der andersartigen Behandlungsweise, zum Teil mit der Artverschiedenheit im Zusammenhang stehen.

In der Literatur finden sich noch verschiedene andere Angaben über Geschwulstbildungen bei Amphibien. So hat BELOGOLOWY (1918, zitiert nach SPEMANN) enthüllte Eier von *Pelobates fuscus* in die Leibeshöhle erwachsener Amphibien implantiert. Seine beschriebenen Beobachtungen über grosse daraus entstehende „sarkomartige“ Wucherungen wurden indessen stark angezweifelt. 1926 veröffentlichte DUERKEN eine Arbeit über das Verhalten von Blastulen und Gastrulen von *Rana fusca* in der Orbita von Kaulquappen. Er stellte dabei atypische Neubildungen fest, die sich wie infiltrierende bösartige Geschwülste verhalten konnten und welche er als „sarkomoid“ bezeichnete. Ferner hat auch SPEMANN (1942) an Stücken junger *Triton*gastrulen, die er in die Leibeshöhle alter Tiere implantierte, eine Entartung festgestellt. Einen andern Weg beschritten WITSCHI (zitiert nach LEHMANN, 1945) und BRIGGS (1940), welche Froscheier überreifen liessen und aus den sich entwickelnden Embryonen Missbildungen erhielten. BRIGGS transplantierte Teile davon homo- und heteroplastisch und stellte bei einigen Keimen ein allerdings fragliches malignes Wachstum fest.

Eine interessante Mitteilung machten ferner SCHEREMETJEWA und BRUNST über den lokalen Röntgeneffekt auf Schwanzregenerate an *Pelobates fuscus* : am Blastemrand traten oft Riesenzellen auf, die sich abschnürten, das Epithel wucherte stärker und bildete ebenfalls Blasen. Epitheliome traten nie auf.

GODLEWSKI übernähte den Schwanzstumpf von *Axolotl* mit Epithel, um damit die Regeneration zu verhindern. Wo die Wunde ungedeckt blieb, trieben kleine Epithelknospen oder- Schläuche vor, welche dann zu kleine Miniaturschwänzen mit den entsprechenden Organen von normaler Struktur auswuchsen. Demnach besteht

also keine Aehnlichkeit dieser Gebilde mit unseren Epitheliomen.

Die angeführten Arbeiten zeigen, dass auch das junge Amphibiengewebe insbesondere bei *Rana* zu atypischer Wucherung gebracht wird, das sich ähnlich oder vielleicht sogar gleich wie dasjenige von Malignomen verhalten kann. In unserem Fall handelt es sich zwar ebenfalls um ungewöhnliche Neubildungen, aber von einer bösartigen Tendenz dieser Geschwülstchen kann nach den ausgeführten Versuchen nicht gesprochen werden.

Man stellt sich nochmals die Frage nach der Entstehungsmöglichkeit dieser epithelialen Wucherungen. Entweder bestanden zum vornherein in einzelnen Tieren Zellen oder Zellgruppen, die auf Colchicin weniger empfindlich waren als die Umgebung und somit als einzige die Möglichkeit hatten zu wachsen. (Amitosen, Karyomeren.) Oder Colchicin hat zuerst auf einzelne Zellen modifizierend einwirken müssen (chromosomal oder plasmatisch), sodass die Reizschwelle auf das Kerngift nachträglich erhöht wurde. E i n e g e n a u e A b k l ä r u n g d a r ü b e r , w e l c h e d e r M ö g l i c h k e i t e n d e r C o l c h i c i n r e s i s t e n z z u G r u n d e l i e g t , i n t e r e s s i e r t e b e s o n d e r s i m H i n b l i c k a u f d i e M i s s e r f o l g e i n d e r T h e r a - p i e d e s C a r c i n o m s . LUDFORD berichtet, dass bösartige Tumoren zunächst unter Colchicinwirkung fast einschmelzen können, zuletzt aber wieder unbeeinflussbar weiterwuchern. Histologische Untersuchungen liegen darüber leider nicht vor.

In unserm Falle wurden polyploide Zellen direkt nicht nachgewiesen, sind aber wohl vorhanden und sie könnten bei genügendem Vorkommen dem Gewebe neue Eigenschaften verleihen (BLAKESLEE and AVERY). Andererseits haben LEVAN und OESTERGREN an *Allium* gezeigt, dass auch dann noch nach Colchicinbehandlung eine typische, vorher der Polyploidie als Ursache zugeschriebene Verdickung der Wurzeln auftrat, wenn vorerst mit Röntgenstrahlen jegliche Mitose unterdrückt wurde. Dieser Fall spricht hier für einen zunächst rein plasmatischen Colchicineffekt.

Liegt auch hier primär ein solcher vor, unter dessen Einfluss dann die Mitose zugunsten der Amitose verdrängt wird ? Besitzt Colchicin vielleicht besondere geschwulsterzeugende Eigenschaften ? Es sei auf den tatsächlich bewiesenen Zusammenhang zwischen polyploidisierenden (Colchicin, Acenaphten) und carcinogenen Substanzen verwiesen (BAUCH). Wozu hier die reine Substanz-

wirkung noch nicht genügte, da könnte die *Regeneration* eine bloss latente Veränderung manifest werden lassen, etwa wie bei den Beobachtungen von PEYTON ROUS (zit. nach FRITZSCHE) und FRITZSCHE, nach welchen man einen durch Teer künstlich erzeugten präneoplastischen Zustand eines Gewebes durch den Regenerationsreiz in einen bösartig neoplastischen verwandeln kann.

All diese aufgeworfenen Fragen müssen noch unentschieden bleiben. Wichtig bleibt jedoch die Tatsache, dass die Epitheliome unter denselben Bedingungen entstehen, die das Wachstum von normalem Gewebe total hemmen, dass Zellvermehrung zustande kommt und dabei fast keine Mitosen gefunden werden, und dass endlich das histologische Bild des betreffenden Gewebes völlig von demjenigen des normalen Epithels abweicht.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

1. In der vorliegenden Arbeit wird die normale Regeneration des *Rana*schwanzes studiert und insbesondere auf zeitliche und morphologische Abweichungen in den verschiedenen Alterstadien eingegangen.

2. Es wird gezeigt (748 Tiere), wie unter dem Einfluss von Colchicinlösungen verschiedener Konzentration die Regeneration des Schwanzkegels total unterbleibt oder bloss verzögert wird, und wie die Morphogenese sonst von der Norm abweicht.

3. Es werden dabei die Methoden der Dauer- oder Kurzbehandlung angewandt, wobei letztere sich als vorteilhafter erweist. Als beste Behandlungsart wird das Kurzbad von einigen Minuten bis zu einer Stunde in Lösungen von 1 : 10 000 bis 1 : 30 000 befunden.

4. Am Schwanzende von colchicinbehandelten Larven treten in 3 bis 15,5% der Fälle kleine epitheliale Wucherungen auf, welche colchicinresistent sind. Ihre Struktur weicht vom normalen Epidermisgewebe völlig ab. Trotz der stattfindenden Zellvermehrung werden fast keine gestoppten Mitosen, dagegen häufiger

vermutlich amitotische Kernbilder beobachtet. Die Geschwülstchen sind kurzlebig und eine Infiltration findet nicht statt. Genese und Bedeutung werden diskutiert.

VII. LITERATURVERZEICHNIS

1940. ARVY, L. *Les effets biologiques de la Colchicine.* Rev. scient., 78.

1942. BAUCH, R. *Experimentelle Auslösung von Gigasmutationen bei der Hefe durch carcinogene Kohlenwasserstoffe.* Naturwiss., 30.

1939. BEAMS, H. W. and KING, R. L. *An experimental study of mitosis in the somatic cells of wheat.* Biol. Jour. I.

1937. BLAKESLEE, A. E. and AVERY, A. G. *Methods of inducing doubling of chromosomes in plants by treatment with colchicine.* Jour. Hered., 28.

1938. BOEHRINGER, F. *Ueber die Kernverhältnisse und die Entwicklung merogonischer Amphibienbastarde Triton* (♀) × *Salamandra* (♂). Roux' Archiv, 138.

1940. BRIGGS, R. W. *Development of overripe eggs of the frog* Rana pipiens. Anat. Record, 78.

1943. BRODERSEN, H. *Mitosegifte und ionisierende Strahlung.* Strahlenther., 73.

1936. BRUES, A. M. and COHEN, A. *Effects of colchicine and related substances on cell division.* Biochem. Jour., 30.

1937. BRUES, A. M. and JACKSON, E. *Nuclear abnormalities resulting from inhibition of mitosis by colchicine and other substances.* Amer. Journ. Cancer, 30.

1939. BUCHER, O. *Zur Kenntnis der Mitose VI* (v. Moellendorff). Z. Zellforschung, 29.

1945. —— *Über die Wirkung sehr kleiner Colchicindosen, nach Untersuchungen an* in vitro *gezüchteten Bindegewebszellen.* Schweiz. med. Wschr., 33.

1939. BUREAU, U. et VILTER, V. *La colchicine, doit-elle être considérée comme un stimulant de la division cellulaire ?* C. r. Soc. Biol. Paris, 132.

1939. —— *Action de la colchicine, étudiée sur les cellules épithéliales de l'Axolotl.* C. r. Soc. Biol. Paris, 132.

1937. CHODKOWSKY, C. *Die karyoklastischen Gifte.* Protoplasma, 28.

1926. DUERKEN, B. *Das Verhalten embryonaler Zellen im Interplantat.* Roux' Archiv, 107.

1938. DUSTIN, A. P. *A propos des applications des poisons caryoclasiques à l'étude de problèmes de pathologie expérimentale, de cancérologie et d'endocrinologie.* Arch. exper. Zellforsch., 22.

1943. FRITZCHE, H. *Präneoplasie und Regeneration.* Zeitschr. f. Krebsf., 54.

1943. Gasche, P. *Die Zucht von* Xenopus laevis *Daudin und ihre Bedeutung für die biologische Forschung.* Rev. Suisse Zool., 50.
1928. Godlewsky. *Untersuchungen über Auslösung und Hemmung der Regeneration beim Axolotl.* Roux' Archiv, 114.
1929. Holtfreter, J. *Über die Aufzucht isolierter Teile des Amphibienkeimes.* Roux' Archiv, 112.
1945. Huber, W. *Der Mitoseablauf bei Tubifex unter dem Einfluss von Naphtho- und Phenanthrenchinon.* Rev. Suisse d. Zool. T. 52.
1947. —— *Ueber die antimitotische Wirkung von Naphthochinon und Phenanthrenchinon auf die Furchung von Tubifex.* Rev. Suisse d. Zool. T. 54.
1942. Jakobj, W. *Die verschiedenen Arten des gesetzmässigen Zellwachstums.* Roux' Archiv, 141.
1939. Keppel, D. M. und Dawson, A. B. *Effects of colchicine on the cleavage of the frogs egg.* Biol. Bull., 76.
1936. Lehmann, F. E. *Selektive Beeinflussung frühembryonaler Entwicklungsvorgänge bei Wirbeltieren.* Naturwiss., 24.
1942. —— *Prüfung zellteilungshemmender Stoffe an einem neuen Testobjekt.* Verh. Verein Schweiz. Physiol., Juni 1942.
1945. —— *Einführung in die physiologische Embryologie.* Birkhäuser, Basel.
1945. Lehmann, F. E., Bernhard, W., Hadorn, H. und Luescher, M. *Zur entwicklungsphysiologischen Wirkungsanalyse von antimitotischen Stoffen.* Experientia I/7.
1940. Lettré, H. *Die Gewebszüchtung als Hilfsmittel chemischer Krebsforschung.* Chemie und Krebs, Verlag Chemie, Berlin.
1942. —— *Mitosegifte und ihre Beziehung zu Naturstoffen.* Naturwiss., 30.
1942. Lettré, H. und Fernholz, H. *Beitrag zur Beziehung zwischen Mitosegiftwirkung und der Konstitution von Colchicinderivaten.* Hoppe-Seylers Z., 278.
1938. Levan, A. *The effect of colchicine on root mitosis in Allium.* Hereditas, Lund, 24.
1943. Levan, A. and Oestergren, G. *The mechanism of C-mitotic action.* Hereditas, Lund 29.
1936. Lits, F. J. *Recherches sur les réactions et lésions cellulaires provoquées par la colchicine.* Arch. internat. méd. exp. 11.
1936. Ludford, R. J. *The action of toxic substances upon the division of normal and malignant cells* in vitro *and* in vivo. Arch. exper. Zellforsch., 18.
1945. —— *Colchicine in the experimental chemotherapy of cancer.* J. of nat. Cancer Inst., vol. 6, 2.
1946. Luescher, M. *Die Hemmung der Regeneration durch Colchicin beim Schwanz der Xenopuslarve.* Helv.Phys. et Pharm. Acta.
1946. —— *Die Wirkung des Colchicins auf die an der Regeneration beteiligten Gewebe im Schwanz der Xenopuslarve.* Rev. Suisse Zool., T. 53.

1945. Meier, R. und Allgoewer, M. *Zur Charakterisierung zellteilungswirksamer Substanzen an der Gewebekultur.* Experientia, 2.
1944. Meyer, K. *Synthese zweier Methoxymethylenphenanthrone und ihr Vergleich mit Colchicin.* Diss. Basel.
1939. Moellendorff, W. v. *Durch carcinogene Kohlenwasserstoffe und Geschlechtshormone in Gewebekulturen erzeugte Mitosestörungen.* Klin. Wschr., 18.
1938. Nebel, B. R. and Ruttle, M. L. *The cytological and genetical significance of colchicine.* J. Hered., 29.
1936. Polezajew, L. *La valeur de la structure de l'organe et les capacités du blastème régénératif dans le processus de la détermination du régénérat.* Bull. Biol. XX.
1941. Polezajew, L. und Morosow, J. J. *Neue Methode der Verlängerung der Regenerationsfähigkeit der Extremitäten bei den Anuren.* Comptes Rendus. (Doklady.)
1934. Politzer, G. *Pathologie der Mitose.* Gebr. Borntraeger, Berlin.
1939. Ries, E. *Die Bedeutung spezifischer Mitosegifte für allgemein biologische Probleme.* Naturwiss., 27.
1938. —— *Wann erlischt die mitotische Vermehrungsfähigkeit der Gewebe* ? Zeitschr. mikr. anat. Forsch., 43.
1933. Scheremetjewa, E. A. und Brunst, V. V. *Untersuchung des Einflusses von Röntgenstrahlen auf die Regeneration des Schwanzes bei den Kaulquappen von* Pelobates fuscus. Roux' Archiv, 130.
1942. Spemann, H. *Ueber das Verhalten embryonalen Gewebes im erwachsenen Organismus.* Roux' Archiv, 141.
1944. Woker, H. *Die Wirkung des Colchicins auf Furchungsmitosen und Entwicklungsleistungen des Tubifex-Eies.* Rev. Suisse Zool., 51.
1940. Wolsky, A. *Untersuchungen über die Wirkung des Colchicins bei Amphibien.* Arch. Ung. Biol. Forsch. Inst., 12.
1941. —— *Untersuchungen über die Wirkung des Colchicins bei Amphibien.* Arch. Ung. Biol. Forsch. Inst., 13.

TAFELERKLÄRUNGEN

Tafel 1.

Verschiedene Kernfiguren aus dem wuchernden und normalen Epithel der colchicinbehandelten Schwanzregenerate von *Rana*.

a-c Echte hantelförmige Amitosen, wie sie allein in der Kolonne „Amitosen" auf Tab. 4 aufgeführt sind.

d „Pseudoamitosen" (Politzer) zu ungleichen Teilen (evt. linker Teil weggeschnitten ?). Die Gegenwart von Chromosomen lässt die ursprüngliche Vorbereitung einer echten Mitose vermuten.

e-g Amitotische Kernteilungen zu mehr oder weniger gleichen Teilen. Es kommt hier nicht zu hantelförmiger Ausziehung des Kernleibes, sondern wohl zu einer direkten Durchtrennung mit Auseinanderfallen der Hälften.

h-k Amitotische Kernteilung zu ungleichen Teilen, vielleicht auch als Karyomerenbildung zu bezeichnen (?). Im „Nebenkern" ist meist ein Nucleolus vorhanden.

l-m „*Karyomeren*", welche meist keinen Nucleolus mehr enthalten und evt. eine geringere Chromatindichte aufweisen.

n Grössenunterschiede von Kernen in demselben Gewebsschnitt eines Epithelioms.

Die Kernfiguren wie in Abb. *h-m* wurden in Tab. 4 gemeinsam unter der Kolonne „Karyomeren" aufgeführt. Durch die abwechselnden Bezeichnungen „Karyomeren" und „Nebenkernbildung", die im Text als Synonyme gebraucht werden, haben wir andeuten wollen, dass uns das Wesen dieser besondern Art amitotischer Teilung nicht klar ist.

Abb. *g* u. *l* stammen aus dem angrenzenden normalen Rumpfepithel, alle übrigen aus den Gewächsen. Vergr. 675-fach. Freie Nachzeichnung.



W. BERNHARD. — REGENERATIONSHEMMUNG.

BULLETIN-ANNEXE

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 54)

Mai 1947

Assemblée générale de la Société suisse de Zoologie

siégeant à Neuchâtel, à l'Institut de Zoologie de l'Université
les 22 et 23 mars 1947

sous la présidence de

M. le professeur Jean-G. Baer.

SÉANCE ADMINISTRATIVE

Samedi 22 mars 1947.

A 16 h. 25, M. le professeur Baer ouvre la séance en adressant ses souhaits de bienvenue aux participants. Se sont excusés auprès de lui: MM. Guyénot, Handschin, Seiler, de Beaumont, Kaelin, et Mme Meyer-Holzapfel.

Le président fait part d'un don à la Société: M. Fuhrmann offre à la Société suisse de Zoologie des cendriers en souvenir de son père, le professeur O. Fuhrmann.

L'ordre du jour est ensuite abordé.

1. Rapport du Président pour l'exercice 1946.

A l'occasion de l'Assemblée annuelle de la S. H. S. N. à Zurich, en septembre dernier, la Société zoologique suisse s'est réunie en séance commune avec la Société entomologique suisse. Les membres suivants de notre société ont présenté des communications: MM. G. Dubois (Neuchâtel), H. Steiner, G. Töndury, H. Niggli et E. Hadorn (Zurich), H. Nuesch, H. Hediger et R. Geigy (Bâle), R. Matthey et H. Guenin (Lausanne), A. Pictet (Genève) et P. Vonwiller (Rheinau). Le professeur K. von Frisch, qui figurait au nombre des invités de la Société zurichoise des sciences naturelles, fit une conférence, en tous points remarquable, sur le langage des abeilles.

Nous avons eu le regret de perdre trois de nos membres, MM. Paul Gasche, en juillet dernier, le professeur Emile André, en septembre, et le D^r Ch. Walter, en décembre. M. Gasche, un jeune zoologiste de valeur, élève de l'Université de Bâle, était entré en qualité de biologiste dans une des grandes industries chimiques de Bâle. Son nom restera attaché à la réaction de Gasche, qui permet d'obtenir la maturation et la ponte, à volonté, des Crapauds à griffes, *Xenopus laevis*, et, par conséquent, de diagnostiquer, de façon précoce, la grossesse.

Avec le professeur André disparaît un des derniers sinon le dernier assistant de Carl Vogt. Toute sa carrière s'est faite à Genève où il occupait, jusqu'à sa retraite il y a quelques années, la chaire de Zoologie lacustre et de Parasitologie. Son expérience lui avait valu d'être appelé à siéger dans les conseils piscicoles, non seulement du canton de Genève, mais encore de Suisse.

Le Dr Walter, élève du professeur Zschokke, s'était spécialisé en Hydrachnides et ses nombreux travaux faisaient autorité dans ce groupe difficile. Depuis peu, il avait renoncé à l'enseignement secondaire pour se consacrer à ses travaux au Musée de Bâle.

Subventions.

Par l'intermédiaire de la S. H. S. N. notre société a reçu, cette année encore, de la Confédération, la somme de 3.500 francs qui a été versée intégralement à la *Revue suisse de Zoologie.*

Revue suisse de Zoologie.

Le volume 53 de la *Revue* renferme 774 pages ainsi que sept planches et un fascicule supplémentaire de 120 pages dû à notre collègue le professeur E. Guyénot. Les trente-quatre travaux originaux, accompagnés de nombreuses figures dans le texte, portent sur la Physiologie, la Systématique, l'Anatomie comparée, la Cytologie, l'Embryologie. Cet accroissement réjouissant témoigne de l'activité de nos membres tout en soulignant combien la subvention fédérale nous est indispensable.

Congrès international des jeunes zoologistes.

Le premier Congrès international des jeunes zoologistes s'est tenu à Paris du 10 au 17 mars dernier. Huit de nos jeunes membres y ont participé en présentant les résultats de leurs recherches. Nous comprenons tout l'intérêt de ces rencontres de jeunes, surtout après les années que nous venons de vivre, mais nous demandons qu'à l'avenir la définition de jeune zoologiste ne soit pas étendue au delà du doctorat acquis, sans quoi il pourrait s'ensuivre une confusion dont pâtirait nécessairement notre société.

Congrès international de Zoologie en 1948.

Ainsi que la plupart d'entre nous en ont été avisés, le XIVe congrès international de zoologie se tiendra à Paris en 1948. Le Dr E. Fischer-Piette, secrétaire général, a reçu la liste de nos membres et, probablement, chacun de nous y sera convoqué individuellement.

Stations de Naples et de Roscoff.

a) Naples: Le professeur R. Matthey a séjourné à Naples de fin juillet à fin août, l'année dernière, en vue de récolter des formes bissexuées et parthénogénétiques d'Insectes vivant dans les fourmilières. Malheureusement, la saison s'est avérée défavorable à cette recherche qui sera renvoyée à l'année en cours. MM. les Drs Wanner, de Zurich, et Mislin, de Bâle, ont renoncé à se rendre à Naples en remettant leur séjour à une date ultérieure. D'autre part, le Dr Florin, inspecteur cantonal de la pêche à Saint-Gall, a passé huit jours à la station, lors d'un séjour en Italie, afin d'y poursuivre des recherches bibliographiques. Dès que les conditions de transport seront de nouveau favorables,

les huit instituts de zoologie recevront les matériaux que la station leur a offerts pendant les années de guerre, en compensation du loyer de la table suisse, nécessairement inoccupée.

b) Roscoff: MM. Binder et Zalokar, de Genève, ont travaillé à la station de Roscoff pendant le mois de septembre dernier. Le Dr Zalokar a récolté des matériaux destinés à une étude de leur structure au microscope électronique.

Finalement, nous sommes heureux de constater que le Département fédéral de l'Intérieur a bien voulu élever de 3.000 à 4.000 francs la subvention annuelle destinée aux tables suisses des deux stations susmentionnées.

Station ornithologique de Sempach.

Le développement de cette station se poursuit de façon très satisfaisante sous la direction du Dr Schifferli. La reprise des correspondances avec l'étranger nécessite un grand travail, mais nous sommes heureux de constater que de plus en plus, la station de Sempach devient un centre ornithologique pour toute la Suisse.

2. Rapports du Trésorier et des Vérificateurs des comptes.

A la fin de l'exercice 1946, le nombre des membres cotisants s'élevait à 181. Nous avons eu à déplorer le décès à Genève du Dr E. André, et à Bâle celui des Drs P. Gasche et Ch. Walter. L'augmentation de notre effectif, par contre, est réjouissante.

Le 10 janvier, au moment du bouclement des comptes, quatorze membres habitant la Suisse n'avaient pas encore acquitté leur cotisation. Aujourd'hui, quatre membres sont encore en retard. J'ai reçu une lettre de démission de Mme A. Garbade-Lachenal.

Quinze membres domiciliés à l'étranger ont des cotisations en retard, un seul s'est mis à jour en 1946. Le comblement éventuel d'une partie de ces retards soulagerait d'autant les comptes à venir. En effet, il faut s'attendre à une augmentation notable des frais généraux qui sont remarquablement faibles cette année; les frais d'impression des tirés à part du fascicule de la *Revue* réservé à notre séance annuelle de printemps ont déjà notablement augmenté.

Récapitulation des comptes de l'exercice 1946.

	DOIT	AVOIR
Banque Pictet.		
Solde exercice 1945	664,50	
Intérêts moins les frais	73,50	
Solde créditeur à nouveau		738,—
Caisse et Compte de chèques.		
Solde en caisse, janvier 1945	81,76	
Avoir compte de chèques janvier 1946 .	304,31	
Cotisations	1.135,26	
Intérêts compte de chèques	0,70	
Subvention fédérale pour *Revue*	3.500,—	
Legs de Lessert pour *Revue*	500,—	
Frais généraux		129,09
Subvention fédérale, à *Revue*		3.500,—
Legs de Lessert, à *Revue*		500,—
Subside budgétaire à *Revue*		600,—
Subside budgétaire à Station de Sempach		150,—
Frais de tirés à part fascic. séance . . .		223,95
Solde en caisse au 3 janvier 1947 . . .		75,84
Solde créditeur au compte de chèques .		343,15
	6.260,03	6.260,03

Le solde actif obtenu en additionnant les avoirs à la Banque Pictet, en caisse et au compte de chèques, s'élève à fr. 1.156,99.

Propositions budgétaires pour 1947.

Je propose les dépenses budgétaires suivantes:

Subside à la station de Sempach	150,—
Subside à la *Revue*	600,—
Tirages à part fascicules séance	250,—
Frais généraux	250,—
	1.250.—

Compte capital.

Livret de dépôt Société de Banque suisse à Genève . .	1.779,20
Banque Pictet & Cie:	
4000 francs Oblig. 3½% Ville de Genève 1937	4.080,—
3 scripts Lombards nouv.	—
10 obligations chemins de fer Danube-Save-Adriatique	60,—
Créance sur Banque d'Escompte	101,—
	4.241,—

Le trésorier: E. Dottrens.

Rapport des vérificateurs des comptes.

Les soussignés ont procédé ce jour à la vérification des comptes de la Société zoologique suisse pour 1946. Après un pointage minutieux des pièces justificatives, ils les ont reconnus exacts et invitent donc l'assemblée à en donner décharge au trésorier, avec vifs remerciements pour sa gestion.

Estimant qu'ils ont fonctionné comme vérificateurs durant une période assez longue, les soussignés déclinent par avance le renouvellement de leur mandat.

Les vérificateurs:

J. de Beaumont. P. Bovey.

Le rapport du trésorier est mis en discussion. M. le professeur R. Matthey propose à l'assemblée de dispenser de la cotisation les membres faisant partie de la Société depuis 40 ans et plus.

La proposition et les comptes sont acceptés tels qu'ils sont présentés.

3. Subventions et Budget.

Les propositions du trésorier sont acceptées sans discussion.

4. Election du Comité annuel.

L'assemblée élit par acclamation le nouveau comité:

Président: M. le Dr O. Morgenthaler.
Vice-président: M. le professeur F.-E. Lehmann.
Secrétaire: M. le Dr S. Rosin.

5. Nomination d'un délégué et d'un suppléant au sénat de la S. H. S. N.

MM. les professeurs Kaelin et Steiner sont élus à nouveau.

6. Nomination des vérificateurs des comptes.

M. le professeur J. de Beaumont et le Dr P. Bovey, désirant être relevés de leurs fonctions, le président les remercie des services rendus et propose à l'assemblée la nomination de deux nouveaux vérificateurs. MM. les Drs G. Dubois et M. Wildhaber sont élus.

7. Divers.

Ont posé leur candidature à la Société suisse de Zoologie:

M. Archibald Quartier, inspecteur cantonal de la Pêche, Neuchâtel.
Mlle Esther Sager, Ackerstrasse 44, Basel.
M. Hermann Schäfer, Burgfelderstrasse 22, Basel.
M. Marcel Studer, Crêt-Vaillant 3, Le Locle.
M. Jacques Aubert, Beaux-Arts 6, Neuchâtel.
M. Adolf Rutheli, Betlachstrasse 173, Soleure.

Les six candidats sont acceptés, le premier à titre de membre ordinaire et les cinq suivants à titre de jeunes zoologistes.

Le trésorier fait l'appel des membres jeunes zoologistes pour mettre au point la liste des bénéficiaires de cette catégorie, puis il soulève la question des membres à l'étranger et fait la proposition suivante: une lettre-circulaire leur serait adressée les avisant que la Société leur accorde la dispense du payement des cotisations arriérées, mais les invitant, s'ils estimaient pouvoir le faire, à payer le tout ou une partie de ces cotisations. Les membres qui ne répon-

draient pas à cette lettre seraient considérés comme démissionnaires.

Après une courte discussion, cette proposition est acceptée.

Le président rappelle aux membres la nécessité de faire connaître sans tarder leur nouvelle adresse en cas de changement de domicile.

M. le professeur R. Matthey renseigne l'assemblée sur les rapports de la Suisse et de l'U. N. E. S. C. O. qui désire entrer en relation avec les différents pays par l'intermédiaire de l'Union biologique internationale. Cette U. B. I. s'organisera cette année lors d'un congrès à Copenhague. M. Matthey propose que chacune de nos sociétés scientifiques envoie deux délégués à l'Union biologique nationale qui représentera la Suisse.

L'assemblée décide de renvoyer la question au nouveau comité.

M. le Dr Mislin désire une meilleure entente dans le choix des dates où ont lieu les sessions de la Société suisse de Zoologie et celle des Jeunes zoologistes.

Le président répond que l'assemblée générale de la Société suisse de Zoologie a, depuis vingt-cinq ans, toujours lieu vers le 25 mars et que les Jeunes zoologistes sont priés d'en tenir compte.

SÉANCE SCIENTIFIQUE

(17 heures.)

M. le professeur Marcel Avel (Bordeaux). *Les facteurs de la régénération chez les Annelides.*

Dimanche 23 mars.

SÉANCE SCIENTIFIQUE

E. Binder (Genève). Action de divers agents chimiques sur l'activité des hormones de l'hypophyse.

H. Mislin et M. Kaufmann (Bâle). Der Bau der Venenwände in der Chiroptera-Flughaut.

F. E. LEHMANN (Berne). Ueber die plasmatische Organisation tierischer Eizellen.

W. JENNI (Zurich). Beziehung zwischen Geschlechtsverhältnis und Parasitierungsgrad einer Drosophila schmartotzenden Gallwespe *(Eucoila sp.)*.

R. MATTHEY (Lausanne). Les chromosomes sexuels des Plécoptères. V). *Perla abdominalis* (Burm.), *P. baetica* Rambur, *P. bipunctata* Pict.

F. BALTZER (Berne). Merogone Bastarden zwischen der schwarzen und weissen Axolotlrasse.

G. ANDERS (Zurich). L'effet pléiotrope de la mutation « lozenge-clawless » chez *Drosophila melanogaster*.

A. BRETSCHER (Berne). Reduktion der Zehenzahl bei Xenopuslarven nach lokaler Colchicinbehandlung.

E. HADORN (Zurich). Einfluss des embryonalen und frühlarvalen Gehirns auf die Gestalt der Rumpf-Schwanz-Region bei Triton.

M. FISCHBERG (Zurich). Experimentelle Auslösung von Heteroploidie bei einheimischen Urodelen.

M. FISCHBERG (Zurich). Parthenogeneseversuch an Urodelen.

G. DUBOIS (Neuchâtel). L'Épervier commun, hôte de *Neodiplostomum spathoides* Dub.

Démonstrations de MM. AVEL, GUYÉNOT et BALTZER.

Samedi soir, un dîner offert par les autorités cantonales et communales réunit les membres de la Société au restaurant Beau-Rivage. M. le professeur BAER, président annuel, y prit la parole puis ses étudiants présentèrent une revue pleine de verve et d'entrain qui amusa chacun.

Dimanche, après un vin d'honneur et une collation offerts par la commune et l'Université de Neuchâtel pendant la suspension de séance, les participants déjeunèrent en commun. Au cours du repas, MM. les professeurs BAER, LEHMANN, OTT, vice-recteur de l'Université de Neuchâtel, et AVEL prirent la parole en termes fort aimables.

La journée se termina par la visite d'une exposition, à l'Institut de Géologie, de manuscrits et de souvenirs d'Agassiz, sous la conduite de MM. les professeurs Baer, Wegmann et Delachaux.

Le Comité annuel:

Le président: J. G. Baer.

Le vice-président: Th. Delachaux.

Le *secrétaire:* M. Wildhaber.

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

24 mars 1947.

Président d'honneur:

*Penard, Eugène, Dr ès Sc., Kermont, Petit-Saconnex, Genève.

A. Membre à vie:

*Naef, R.-M., Thun.

B. Membres ordinaires:

*Aboim, A. N., lic. ès sc., Junta de Investigaçoes Coloniais — Entomologia, R. da Junqueira 88, Lisboa, Portugal.
*Altherr, E., Dr, Prof. au Collège, Aigle (Vaud).
[1]) *Anders, Georg, stud. phil., Beckenhofstr. 59, Zürich.
[1]) *Andres, Gert., cand. phil., Zool. Institut der Universität, Bern.
Aubert, J., Dr, Musée zoologique, Lausanne.
[1])*Aubert, J., Beaux-Arts 6, Neuchâtel.
*Aubert, S., lic. sc., Laboratoire de Zoologie, Université, Lausanne.
Baer, J. G., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.
Baltzer, F., Prof. Dr, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
Barbey, Aug., Dr, Expert-Forestier, 10, rue Beau-Séjour, Lausanne.
Bäschlin, C., Dr, Seminarlehrer, Aarau.
*Baudin, L., Dr, chemin de la Rosière, Lausanne.
Baumann, F., Prof. Dr, Naturhist. Museum, Bern.
Baumeister, L., Dr, St. Gallerring 87, Basel.
Beaumont (de), J., Prof. Dr, Labor. de Zoologie, Université, Lausanne,
[1]) *Bernasconi, Antonio, cand. rer. nat. Zoologisches Institut, Pérolles Fribourg.
*Beyer, R., Frl. Dr, Kaiser Wilhelm Institut für medizinische Forschung, Heidelberg.
*Bieber, Alb., Dr, Rennweg 34, Basel.
[1]) *Binder, E., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
[1]) *Binder-Neeser, J., Mme, chemin Krieg 18, Genève.
*Bischler, V., Mlle, Dr, Avenue de Champel, 19 *a*, Genève.
Blanc, M., lic. sc., Sablons 33, Neuchâtel.
Bloch, J., Prof. Dr, Burgunderstrasse 4, Solothurn.
Bloch-Weil, S., Frau Dr, Steinenring 19, Basel.
Blome, A., Elsässerstrasse 44, Basel.

Bluntschli, H., Prof. Dr, Aebistrasse 9, Bern.
*Böni-Geiger, A., Dr, Gymnasiallehrer, In den Klosterreben 15, Basel.
*Bösiger-Ensner, E., cand. phil., Kasernenstrasse 34, Basel.
*Bovet, Daniel, Dr, Institut Pasteur, Paris.
Bovey, P., Dr, Entomologiste Stat. féd. essais vit., Lausanne.
[1]) *Bretscher, Alfred, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Bern.
Büchi, Otmar, Dr, Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, Vignettaz, 60, Fribourg.
*Burckhardt, Dietrich, cand. phil., Sevogelstr. 81, Basel.
*Bürger, André, Assistant, Institut Zool., Université, Neuchâtel.
*Burla, Hans, stud. phil., Wibichstr. 33, Zürich 10.
Chappuis, P.-A., Dr phil., Université, Barlangkutató Intézete Kolozsvár (Hongrie) (p. a. MM. A. Sarasin & Cie, case postale 1, Basel).
Cuony, Jean-Auguste, pharmacien, av. de la Gare, Fribourg.
*Curry, H. A., Dr, Blair Academy, Blairstown N. J. U. S. A.
Delachaux, Th., Dr, Chemin à Jean, Corcelles (Neuchâtel).
Dohrn, R., Prof. Dr, Statione zoologica, Aquario, Via nazionale, Napoli (Italie).
Dottrens, E., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Du Bois, A.-M., Mlle, Dr, Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine, Genève.
Dubois, G., Dr, faub. du Crêt 23, Neuchâtel.
Duerst, J. Ulr., Prof. Dr, Tierspital, Bern.
*Eder, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
Escher, K., Prof. Dr, Hinterbergstrasse 68, Zürich.
Faes, H., Dr, Directeur Station fédérale essais viticoles, Montagibert, Lausanne.
Fankhauser, G., Dr, Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N.J., U.S.A.
Favre, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ferrière, Ch., Dr, route de Florissant 45 *ter*, Genève.
*Fischberg, Michael, Dr, Zoolog. Anstalt, Rheinsprung, Basel.
*Florin, J., Dr, Winkelbachstr. 5, St Gallen.
Forcart, L., Dr, Custos, Naturh. Museum, Basel.
*Frei-Goessler, Frau Dr, Castel Riant en Manfroi, Nyon (Vaud).
Geigy, R., Dr, Prof., Riehenstrasse 394, Basel.
Gerber, A., Dr, Niederholzstr. 65, Riehen (Basel).
Gisi, Julie, Fräul. Dr, Lehrerin an der Töchterschule, Burgunderstr. 40, Basel.
*Gisin-Metzer, Hans, Gymnasiallerher, Römerfeldstr. 1, Riehen (Basel).
Gisin, Hermann, Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Gloor, H., Dr, Winterthurerstrasse 52, Zürich.
*Graber, Hans, Sekundarlehrer, Limmattalstr. 131, Zürich 10.
*Grob, Hans, cand. phil., Pfäffikon (Zürich).
*Guénin, A., Assistant, Institut Zool., Université, Lausanne.

*Guntert, H., D^r^, Ibach, Schwyz.
Guyénot, E., Prof. D^r^, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Hadorn, E., Prof. D^r^ phil., Zool. Inst. Universität, Zürich.
[1]) *Haller, P. H., cand. phil., Zool. Anstalt, Universität, Basel.
Hämmerli-Boveri, Victoire, Frau D^r^, Ottostr. 20, Chur.
Handschin, Ed., Prof. D^r^, Missionsstr. 9, Basel.
Hediger, H., Prof. D^r^, Zoolog. Garten, Basel.
[1]) *Hilfiker, Adolf, stud. phil., Zoolog. Garten, Basel.
[1]) *Hoffmann, Lukas, stud. phil., Schönenberg, Pratteln.
Hofmänner, Barthol., D^r^, Prof. au Gymnase, Bois Gentil 7, La Chaux-de-Fonds.
*Huber, A., D^r^, Lehrer am Realgymnasium, Holeeletten 20, Basel.
*Huber, W.,D^r^, Reiserstrasse 59, Olten.
*Hübscher, H., D^r^, Reallehrer, Feldstrasse 17, Schaffhausen.
[1]) *Humbel, E., dipl. Naturwiss. E.T.H., Bahnhosplatz 1, Brugg.
[1]) *Jenni, Werner, cand. phil., Rötelstr. 120, Zürich.
Kaelin, J., Prof. D^r^, Pérolles 24, Fribourg.
Keiser, Fred., D^r^, Kluserstrasse 2, Basel.
Knopfli, W., D^r^, Stauffacherstrasse 9, Zürich 4.
[1]) *Koch, Joseph, cand. phil., Lobernstr. 17, Zug.
*Kocher, Cl., D^r^, Chrischonaweg 85, Riehen, Basel.
*Krebser, W., Buchhändler, Thun.
Küenzi, W., D^r^, Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.
Lehmann, F. E., Prof. D^r^, Gottlieb-Kuhnweg 10, Bern.
[1]) *Lindenmann, Walter, stud. phil., Rittergasse 8, Bottmingen, Baselland.
Linder, C., anc. prof., D^r^, avenue du Mont-d'Or, 31, Lausanne.
Lotmar, Ruth, Frl. D^r^, Firma Geigy A.G., Basel.
*Lüscher, M., D^r^, Department of Entomology, University of Cambridge, Angleterre.
*Lutz, H., D^r^, Gürtelstr. 8, Chur.
*Margot, Alix, D^r^, Lab. de Zool., Université, Lausanne.
Matthey, R., Prof. D^r^, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
Menzel, R., D^r^, Eidgen. Versuchsanstalt, Wädenswil.
Mermod, G., D^r^, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Meyer, Frieda, Fräul., D^r^, Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
[1]) *Meyer, Jean, lic. ès sc., Stat. de Zool. Expér., route de Malagnou, Genève.
Meyer-Holzapfel, M., Frau D^r^, Dalmaziquai 149, Bern.
Michel, F., D^r^, Niesenstrasse 17, Thun.
Mislin, H., D^r^, Kilchgrundstr. 36, Riehen (Basel).
Monard, A., Prof. D^r^, Musée d'Histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds.
Montet, Gabrielle, Mlle, D^r^, Naturhist. Museum, Bern.
Morgenthaler, O., D^r^, Landwirtsch. Versuchsanstalt, Bienenabteilung, Bern-Liebefeld.
*Moser, Hermann, stud. phil., Spalenberg 29, Basel.

Müller, R., Dr, Lehrer, Helvetiastrasse 21, Bern.
Nadig, Ad., Dr jur., Loestrasse, 46, Chur.
Nadig, Ad., Dr, Lyceum, Zuoz.
Naef, A., Prof., Dr, rue Pasteur 8, Héliopolis (Egypte).
*Narbel, M., Mlle, Dr, Zool. Institut, E. T. H., Zurich.
Neukomm, Serge, Dr, Polyclinique médicale universitaire, Zurich.
Noll, H., Dr, Spalentorweg 27, Basel.
Nüesch, H., Dr, Zool. Anstalt, Universität, Basel.
*Ochsé, W., Dr, Hardstrasse 67, Basel.
*Perrot, J.-L., Dr, Le Verex, Allaman (Vaud).
*Perrot, M., Dr, Zoolog. Department Missouri University, Columbia (Miss.), U.S.A.
Peyer, Bernh., Prof., Dr, Rosenbühlst. 28, Zürich.
Pictet, Arnold, Dr, route de Lausanne 102, Genève.
*Piquet, J. Mlle, Dr, 25, boulevard Georges-Favon, Genève.
Plattner, W., Dr, Schneebergstrasse 4, St. Gallen.
*Ponse, Kitty, Mlle, Prof. Dr, Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
Popoff, N., Prof. Dr, Ecole de Médecine, Lausanne.
Portmann, Ad., Prof. Dr, Zool. Anst., Universität, Basel.
*Pruvot-Fol, Mme, Dr, rue de Fontenay 12, Sceaux, Seine (France).
*Quartier, Archibald, Inspecteur cantonal de la pêche, Neuchâtel.
Reichensperger, Aug., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Universität, Bonn a/Rhein.
*Reiff, M., Dr, Rosenstr. 9, Basel.
*Reinhardt, H., Dr, Bruderhofweg 16, Zurich 6.
Revilliod, Pierre, Dr, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Rey, A., Dr, 3, rue de l'Hôtel-de-Ville, Genève.
*Rosin, S., Dr, Zool. Institut, Universität, Bern.
*Roth, Hermann, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Bern.
[1])*Rutheli, Adolf, Betlachstr. 173, Solothurn.
[1]) *Sager, Frl. Esther, Ackerstr. 44, Basel.
[1]) *Sandreuter, Frl. H., cand. phil. Aeschenstrasse 20, Basel.
Schaeppi, Th., Dr, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich 7.
[1]) *Schäfer, Hermann, Burgfelderstr. 22, Basel.
[1]) *Schäfer, Rud., stud. phil., Widmannstr. 9, Liestal.
Schäffer, Käthe, Frl., Dr, Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.
Schaub, S., Dr, Breisacherstrasse 35, Basel.
Schenkel, E., Dr, Lenzgasse 24, Basel.
Schifferli, A., Dr, Sempach.
Schinz, H. R., Prof. Dr., Kurhausstrasse 78, Zürich 7.
Schmassmann, W., Dr, Bezirkslehrer, Liestal.
Schmelz, O., médecin-dentiste, rue Léopold Robert, 64, La Chaux-de-Fonds.
*Schmid, H., Dr méd., rue du Stand, Bienne.
*Schmidt-Ehrenberg, L., Fräul. Dr, Susenbergstrasse 93, Zürich.
Schneider, Gust., Präparator, Grenzacherstrasse 67, Basel.

Schneider-Orelli, O., Prof., D[r]. Entomolog. Institut der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich.
Schönmann, W., Dr., Schützengasse 86, Biel.
Schopfer, W. H., Prof. D[r]., Jubiläumstr. 57, Bern.
Schotté, O., z. Z. Amherst College, Mass. (U.S.A.).
*Schreyer, O., D[r], Seminar, Hofwil, Kt. Bern.
Seiler-Neuenschwander, J., Prof., D[r], Zoologisches Institut, E.T.H., Zürich.
*Sprenger, K., D[r], Gotthardstr. 28, Basel.
*Stäuble, Aloys, Dr., Institut Bethlehem, Immensee.
*Stauffer, Erwin, D[r], Vogelsangstr. 25, Biel.
Steiner-Baltzer, A., D[r], Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
Steiner, G., D[r], Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington (U.S.A.)
Steiner, H., Prof. D[r], Heilighüsli 10, Zürich 7.
Steinmann, P., D[r], Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
Stohler, R., D[r], 1584, Milvia Str., Berkeley, Californie (U.S.A.)
*Stoll, Eva, Frl., D[r], Weinplatz 3, Zürich 1.
Strauss, F., D[r] med., Mittelstrasse 36, Bern.
[1]) *Studer, Marcel, Crêt-Vaillant, 3, Le Locle.
*Sutter, E., D[r], Naturhist. Museum, Basel.
*Szepsenwol, D[r] J., Instituto di Anatomia, Univ., Calle Cangallo 2447, Buenos Aires, Resp. Argentina.
Theiler, A., Prof., D[r], Sternhalde 6, Luzern.
*Tobler, Albert, D[r], Lavaterstrasse, Zürich.
Töndury, G., Prof. D[r], Keltenstrasse 37, Zürich 7.
*Ulrich, H., D[r], Zool. Institut, Universität, Göttingen (Allemagne).
Vallette, M., M[lle], D[r], boulevard de la Tour, 14, Genève.
Vonwiller, P., D[r], Kant. Pflegeanstalten, Rheinau (Zürich).
[1]) *Wagner, Gerhart, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Bern.
*Weber, J.-A., Prof. D[r], Institut d'Anatomie, Ecole de Médecine, Genève.
Weber, Maurice, D[r], Grandchamp-Areuse (Neuchâtel).
Welti, E., M[me], D[r], chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.
Werder, O., D[r], Kirchliweg 8, St. Gallen 10.
Wettstein, E., Prof. D[r], Freiestrasse 139, Zurich 7.
Wiesmann, R., D[r], Wilh. Denzstrasse 52, Binningen, Baselland.
Wildhaber, M.-A., D[r] pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.
*Woker, Hanspeter, D[r], Hochstrasse 39, Zürich 7.
*Zalokar, Marko, D[r], Institut of Technology Pasadena, Californie (U.S.A.)
Zehntner, L., D[r], Reigoldswil (Baselland).
Zinkernagel, R., D[r], Sieglinweg 18, Riehen (Basel).

Les membres dont le nom est précédé d'un * ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Ceux dont le nom est précédé d'un [1]) bénéficient de la demi-cotisation consentie aux jeunes zoologistes.

Prière de communiquer les changements d'adresse au Secrétaire général, M. le D[r] E. DOTTRENS, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 54

Avec 1 planche

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1947

REVUE SUISS

DE

ZOOLOGI



TOME 5



GENÈVE
1947

Tome 54. Fascicule 1 (Nos 1-5) Janvier 1947.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES
DE LA
SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE
ET DU
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR
MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE
PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE
GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie
ET
EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1947

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 54. En cours de publication.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 54. **Fascicule 2** (Nos 6 à 18) **Mai 1947.**

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

—

1947

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 54. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 54. Fascicule 3 (Nos 19-23) Août 1947.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1947

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 54. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

Pages

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 54. Fascicule 4 (Nos 24-28) Décembre 1947.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1947

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 54. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

IMPRIMÉ EN SUISSE


AMNH LIBRARY
100163663